



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

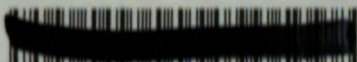
Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

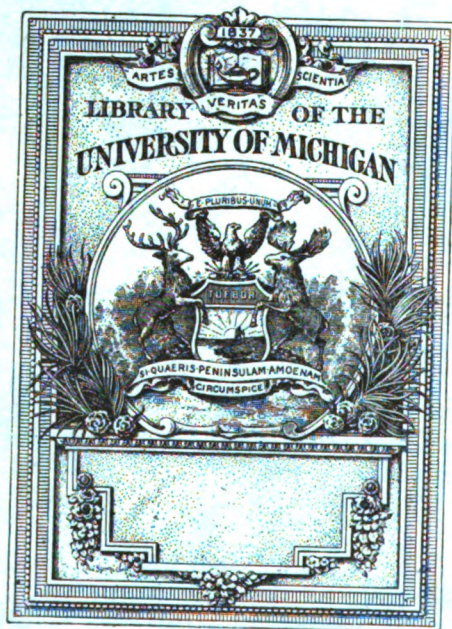
### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



**B** 3 9015 00217 409 5  
University of Michigan - BUHR











**JAHRBÜCHER**  
für  
**wissenschaftliche Botanik.**

---

Herausgegeben

von

**Dr. N. Pringsheim.**

**Neunter Band.**

Mit 48 zum Theil colorirten Tafeln.

---

**Leipzig 1873—1874.**

**Verlag von Wilh. Engelmann.**





# Inhalt.

	Seite
<b>L. Jurányi.</b> Beitrag zur Morphologie der Oedogoniën. Mit Taf. I—III. . .	1
Erklärung der Figuren . . . . .	33
<b>N. I. C. Müller.</b> Untersuchungen über die Diffusion der atmosphärischen Gase und die Gasausscheidung unter verschiedenen Beleuchtungsbedingungen. (Beschluss) . . . . .	36
Beziehungen zwischen Assimilation, Absorption und Fluoreszenz im Chlorophyll des lebenden Blattes. Mit Taf. IV . . . .	42
Erklärung der Figuren . . . . .	49
<b>K. Santo.</b> Anatomie der gemeinen Kiefer ( <i>Pinus sylvestris</i> ). II. Mit Taf. V—XIV . . . . .	50
Entwicklungsgeschichte der Holzzellen . . . . .	50
Abnormitäten in der Bildung der Jahrringe . . . . .	101
Ueber das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz im Hochstamme . . . . .	115
Erklärung der Abbildungen . . . . .	120
Nachschrift . . . . .	123
<b>C. Zingeler.</b> Die Spaltöffnungen der Carices. Mit Taf. XV . . . .	127
Vorkommen der stomata . . . . .	127
Die Blätter der Carices . . . . .	129
Die Lagerung der Spaltöffnungen . . . . .	130
Die Entstehung und Entwicklung der stomata . . . . .	132
Die Schliess- und Nebenzellen besonders betrachtet . . . .	136
Verschiedene Bildungen, welche die stomata zeigen . . . .	138
Kurzzellen und Zwillingspaltöffnungen . . . . .	140
Die Zahl der Spaltöffnungen . . . . .	142
Das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen . . . . .	143
<b>A. B. Frank.</b> Ueber den Einfluss des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige der <i>Thuja occidentalis</i> . Mit Taf. XVI . .	147
Erklärung der Figuren . . . . .	189
<b>N. Priegsheim.</b> Weitere Nachträge zur Morphologie und Systematik der Saprolegniën. Mit Taf. XVII—XXII . . . . .	191
I. Ueber Parthenogenesis bei den Saprolegniën . . . . .	192
II. Ueber die Bedeutung der hellen Stellen im Protoplasma der Oogonien und über den Modus des Befruchtungsactes bei Saprolegnia und Achlya . . . . .	203
III. Ueber <i>Dictyuchus</i> Leitg. und <i>Diplanes</i> Leitg. und die generische und specifische Abgrenzung der Saprolegniën überhaupt . . . . .	219
Erklärung der Abbildungen . . . . .	232

	Seite
F. Hildebrand. Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Mit Taf. XXIII—XXV . . . . .	235
1. Saftige Schleuderfrüchte . . . . .	236
Oxalis . . . . .	236
Impatiens Balsamina . . . . .	238
Cardamine hirsuta . . . . .	239
Cyclanthera pedata . . . . .	241
Momordica elaterium . . . . .	243
2. Trockene Schleuderfrüchte . . . . .	245
Viola . . . . .	245
Lupinus luteus . . . . .	248
Hamamelis virginica . . . . .	252
Coleonema album . . . . .	253
Ricinus . . . . .	255
Collomia . . . . .	257
Acanthus mollis . . . . .	260
Eschscholtzia californica . . . . .	261
Erodium Gruinum . . . . .	265
Geranium sanguineum . . . . .	269
Scandix . . . . .	270
Avena sterilis . . . . .	270
Erklärung der Abbildungen . . . . .	274
A. Vogl. Ueber den Bau des Holzes von <i>Ferreira spectabilis</i> und die Bildungsweise des sogenannten Angelin-pedraharzes. Mit Taf. XXVI—XXVII	277
Erklärung der Abbildungen . . . . .	285
F. Hegelmaier. Ueber Bau und Entwicklung einiger Cuticulargebilde. Mit Taf. XXVIII—XXX . . . . .	286
Erklärung der Figuren . . . . .	306
W. Pfeffer. Ueber Fortpflanzung des Reizes bei <i>Mimosa pudica</i> . . . . .	309
Hermann Vöchting. Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Mit Taf. XXXI—XLVIII . . . . .	327
Einleitung . . . . .	327
I. Allgemeine Morphologie und Anatomie. Systematische Anordnung der Genera und Arten . . . . .	338
Blattstellung und Blattnatur . . . . .	334
Sprossbildung . . . . .	344
Systematische Anordnung der Rhipsalideen . . . . .	360
Das Hautgewebe . . . . .	367
Entwicklung des Hautgewebes . . . . .	373
Anordnung der Gefäßstränge auf dem Querschnitt . . . . .	394
Histologie . . . . .	397
Natürliche Anordnung der Genera und Arten . . . . .	413
II. Entwicklungsgeschichte der Stammspitze und Längsverlauf der Gefäßstränge . . . . .	434
Lepismium radicans . . . . .	438
Rhipsalis crispata und Rh. rhombea . . . . .	464
Rhipsalis Saglionis . . . . .	466
Rhipsalis pendula . . . . .	471
Lepismium sarmentaceum . . . . .	474
Hauptsächlichste Resultate des zweiten Theiles . . . . .	476
Erklärung der Abbildungen . . . . .	478

# Alphabetisch nach dem Namen der Verfasser geordnetes Inhalts-Verzeichniss.

	Seite
<b>Frank, A. B.</b> Ueber den Einfluss des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige der <i>Thuja occidentalis</i> . Mit Taf. XVI . . .	147
<b>Hogelmaier, F.</b> Ueber den Bau und die Entwicklung einiger Cuticulargebilde. Mit Taf. XXVIII-XXX . . . . .	286
<b>Hildebrand, F.</b> Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Mit Taf. XXIII-XXV . . . . .	235
<b>Jarányi, L.</b> Beitrag zur Morphologie der Oedogonien. Mit Taf. I-III . .	1
<b>Müller, N. J. C.</b> Untersuchungen über die Diffusion der atmosphärischen Gase und die Gasausscheidung unter verschiedenen Beleuchtungsbedingungen. (Beschluss) . . . . .	36
——— Beziehungen zwischen Assimilation, Absorption und Fluoreszenz im Chlorophyll des lebenden Blattes. Mit Taf. IV . . . . .	42
<b>Pfeffer, W.</b> Ueber Fortpflanzung des Reizes bei <i>Mimosa pudica</i> . . . .	308
<b>Priegoheim, N.</b> Weitere Nachträge zur Morphologie und Systematik der Saprolegnieen. Mit Taf. XVII-XXII . . . . .	191
<b>Sando, K.</b> Anatomie der gemeinen Kiefer ( <i>Pinus sylvestris</i> ) II. Mit Taf. V-XIV . . . . .	50
<b>Vöchtling, H.</b> Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Mit Taf. XXXI-XLVIII . . . . .	327
<b>Vogl, A.</b> Ueber den Bau des Holzes von <i>Ferreira spectabilis</i> und die Bildungsweise des sogenannten Angelin-pedraharztes. Mit Taf. XXVI-XXVII . . .	277
<b>Zingeler, C.</b> Die Spaltöffnungen der Carices. Mit Taf. XV . . . . .	127



## Verzeichniss der Tafeln.

---

- Tafel I—III. Samenkörper, Befruchtungsvorgang, Keimung und Entwicklung der Organe bei den Oedogonien.
- Tafel IV. Curven der Sauerstoffbildung in den verschiedenen Theilen des Spectrums sowie der Licht-Absorption im Chlorophyll eines derivirten Chlorophyllspectrum.
- Tafel V—XIV. Zur Anatomie des Holzes von *Pinus silvestris*.
- Tafel XV. Spaltöffnungen der Carices.
- Tafel XVI. Znm Bau der Blätter und Sprosse von *Thuja occidentalis*.
- Tafel XVII—XXII. Parthenogenetische Formen, Befruchtungsvorgang und Keimung der Saprolegnien.
- Tafel XXIII—XXV. Anatomischer Bau saftiger und trockener Schleuderfrüchte.
- Tafel XXVI—XXVII. Zur Anatomie des Holzes von *Ferreira spectabilis*.
- Tafel XXVIII—XXX. Entwicklung der äusseren Zellenschicht der Testa von:  
*Elisanthe noctiflora*,  
*Silene Cacubulus* und  
*Sapinaria ocimoides*.
- Tafel XXXI—XLVIII. Zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Histiogenes der Rhipsalideen.
- 

## Berichtigungen von Druckfehlern.

### 1) zu Sanio's Aufsatz „Anatomie der gemeinen Kiefer“:

pag.	65 Zeile	3 (von oben)	lies	ihr	statt	ihn
"	69	"	4 (von unten)	"	desselben	"
"	79	"	16 (von unten)	"	Taf. XI	"
"	84	"	17 (von unten)	"	Taf. XI Fig. 3	"
"	86	"	15 (von unten)	"	Fig. 1	"
"	89	"	4 (von unten)	"	Taf. XI	"
"	90	"	19 (von oben)	"	Fig. 15 h'	"
"	91	"	8 (von oben)	"	Fig. 13, a	"
"	98	"	18 (von unten)	"	zwischen b u. c	"
"	117	"	11 (von oben)	"	1,99 m. m.	"

### 2) zu Hildebrand's Aufsatz: „Die Schleuderfrüchte und ihr anatomischer Bau“:

Im Text ist jedesmal

anstatt Taf. I.	zu lesen Tafel XXIII.
" Taf. II.	" " " XXIV.
" Taf. III.	" " " XXV.

---

# Beitrag zur Morphologie der Oedogonien

von

Prof. Ludwig Jurányi.

---

Obschon die bis zum Jahre 1858 über die Oedogonien veröffentlichten Arbeiten viele werthvolle Beiträge zur Kenntniss dieser Pflanzen enthalten; obschon durch diese Arbeiten die vielen der Gestalt wie dem Werthe nach verschiedenen Gebilde, welche man während des Entwicklungsganges der Oedogonien antrifft, grösstentheils bekannt geworden sind: so sind durch dieselben die Entwicklungsgesetze dieser Pflanzen doch nicht hinreichend erhellt und klargemacht worden, denn da der Werth der in den verschiedenen Entwicklungszuständen auftretenden Gebilde unbekannt blieb, so fehlte auch natürlich jener Faden, durch welchen die verschiedenen einander bedingenden und aufeinander folgenden Momente der Entwicklung zusammen gefasst zu einem lückenlosen vollen Bilde hätten vereinigt werden können.<sup>1)</sup>

Erst durch die glänzenden Untersuchungen Pringsheim's ist das klare und volle Verständniss der Entwicklungsverhältnisse der Oedogonien erlangt worden; denn während durch seine Untersuchungen einerseits die Art und Weise der Fadenbildung, anderseits aber, auch der Werth der verschiedenen im Entwicklungsgange dieser Pflanzen auftretenden Gebilde erkannt wurde, so war es zuerst ihm möglich auf diesem Grunde die Entwicklungs-Typen der Gattungen Oedogonium und Bulbochaete festzustellen.<sup>2)</sup>

Da ich so glücklich war einige neue Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte dieser Pflanzen zu finden, die ich hier

---

1) In Bezug der einschlägigen Litteratur verweise ich hier auf: „De Bary, über die Algengattungen Oedogonium und Bulbochaete 1854, ferner A. Braun, Verjüngung.“

2) Pringsheim. Morphologie der Oedogonien im Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. I. Jahrb. f. wiss. Botanik. IX.

dem geneigten Leser mitzuthellen wünsche, so wird es — wie ich glaube — nicht unzweckmässig sein, wenn ich zuerst die von N. Pringsheim entdeckten und festgestellten Entwicklungs-Typen hier kurz zusammengefasst vorführe. Es ist allbekannt, dass der Character dieser Typen hauptsächlich durch die Art der Geschlechtervertheilung und durch das Verhalten der Geschlechts-Organen während ihrer Entwicklung ausgeprägt wird.

Wir finden nun bei Pringsheim folgende Typen:<sup>1)</sup>

1. Die Pflanze ist monöcisch, einzelne Zellen des Fadens gestalten sich zu Oogonien, andere werden direct zu Antheridien, in welchen die zur Befruchtung nöthige Samenkörper unmittelbar erzeugt werden (*Oedog. curvum*, *Oed. rostellatum*).

2. Die Pflanze ist diöcisch, das Weibchen erzeugt neben Oogonien auch noch Geschlechtslose Schwärmsporen, das Männchen erzeugt aus dem Inhalte seiner Zellen unmittelbar die Samenkörper (*Oedog. gemelliparum*).

3. Die zur dritten Entwicklungsform gehörenden sind dadurch characterisirt, dass die die Oogonien erzeugenden Individuen noch die zu Zwergmännchen sich entwickelnden Androsporen bilden: Gynandrosporische Oedogonien. (z. B. *Oedog. Rothii*, *Oed. depressum*.)

Gestatte mir nun der Leser zur Mittheilung meiner eigenen Beobachtungen überzugehen.

Die Pflanze, deren Entwicklungsweise ich hier schildern will, habe ich in einem Wasserbehälter des botanischen Gartens zu Pest gefunden. — Sie bildet ziemlich grosse Rasenpolsterförmige Gruppen im Wasser, ist ziemlich dunkel-grün gefärbt.

Untersucht man die vollkommen entwickelten lebenskräftigen und gesunden Fäden eines solchen Rasenpolsters, und vergleicht man sie miteinander in Bezug ihres Baues und ihrer Gestalt, so kann man nach der Gestalt, Grösse und Anordnung der Zellen der Fäden drei unter sich wesentlich verschiedene Faden-Formen unterscheiden. — Eine jede dieser drei Formen erfüllt im Laufe der Entwicklung eine eigene Aufgabe; und obwohl sie auch Eigenschaften besitzen, welche allen dreien gemeinsam sind, so behält doch eine jede ganz rein ihren Character. — Der Gang der Entwicklung dieser Fäden ist wohl nach einem Endziel gerichtet, der Weg aber welchen sie zur Erreichung desselben zurücklegen,

1) l. c. pag. 38—44.



ist sowohl der Richtung, als auch der Länge nach verschieden. — Der eine durchläuft einsam und allein den kürzesten Weg, und dieser ist der Geschlechtslose, während die beiden andern neben einander fortschreitend durch einen längeren Weg ihr Ziel zu erreichen bestrebt sind, und diese beiden sind das Männchen und das Weibchen.

Der Entstehungsweise und dem Wesen ihrer Zellenbildung nach stimmen diese drei Fadenformen mit einander überein, und diese zwei Momente bilden eben ihre Gemeinsamen Eigenschaften, während sie in der Art und Weise, wie diese Art der Zellbildung zur Erzeugung der ungleichwerthigen Zellen angewendet wird, auseinandergehen.

Ein jeder Faden entsteht aus einer Schwärmspore, welche in Ruhe gekommen, keimt und durch ihre Theilung den jungen Faden anlegt. — (Taf. I. Fig. 4. a. b. c.) Die aus den Schwärmsporen entstehenden Fäden besitzen zu Anfang ihrer Entwicklung eine von der der schon entwickelten Fäden verschiedene und abweichende Form; diese Verschiedenheit wird dadurch verursacht, dass die die Fäden bildenden Zellen von der Basalzelle angefangen gegen das obere Ende des Fadens bis zu einer gewissen Länge des Fadens an Breite immer mehr zunehmen, dann plötzlich mit dem Breiterwerden abbrechend wieder in schmale, diese aber ihrerseits wieder in allmählig breiterwerdenden Zellen übergehen, so dass in Folge dessen der ganze Faden aus Stücken zusammengesetzt erscheint. — Die Zahl der die Glieder des Fadens bildenden Zellen ist nicht constant. — Die Gliederung ist an einem jeden jungen Faden ohne Ausnahme vorhanden, nur ist sie bei jenen aus welchen weibliche Individuen hervorgehen sollen etwas stärker ausgeprägt (Tafel I. Fig. 5. a. b.).

Den einfachsten Bau und den einfachsten Entwicklungsgang zeigen die geschlechtslosen Fäden. — Dieselben sind zur Zeit ihrer ersten Jugend von den beiden anderen Formen der Art nicht zu unterscheiden; erst später nachdem an den geschlechtlichen Fäden die sie characterisirenden Entwicklungsvorgänge begonnen wurden, sind sie mit Sicherheit von den letzteren zu trennen. — Es ist für diese Fäden charakteristisch, dass die Theilungen ihrer Zellen sowohl dem Verlaufe als auch dem unmittelbaren Erfolge nach mit dem Theilungsvorgange der vegetativen Zellen übereinstimmen. Denn die durch die Theilung der Zellen des geschlechtslosen Fadens entstandenen Tochterzellen sind miteinander ihrer Grösse

und Gestalt, ihres Baues und Werthes nach immer und ohne Ausnahme vollkommen gleich; daraus folgt aber dass bei diesen geschlechtslosen Fäden eine jede einzelne Zelle zugleich den Character und den Werth des ganzen Fadens an sich trägt und vorstellt. In ganz entwickeltem Zustande ist ein jeder geschlechtsloser Faden seiner ganzen Länge nach gleich dick und besteht auch aus beinahe immer gleich langen Zellen.

Nach mehrmaligen Messungen und Vergleichen kann ich hier über die Grösse dieser Zellen mittheilen, dass ihre Länge 0,030—0,035, ihre Breite aber 0.020 millimeter ausmacht.

Der Inhalt dieser Zellen bleibt solange als der Zeitpunkt zur Ausführung ihrer Aufgabe herangetreten ist, unverändert, dann aber sehen wir, dass die Zahl der Chlorophyllkörperchen immer mehr zunimmt, während hingegen jener Theil des Pflanzengrüns, welcher in Gestalt von Streifen und Bändern in der Zelle Platz nimmt in demselben Verhältnisse in Abnehmen und Verschwinden begriffen ist. — Endlich sind alle Zellen mit reichen Plasma und in dieses eingebettete zahlreiche Chlorophyllkörner erfüllt, und in diesem Zustande sind sie nun fähig die Erzeugung der Schwärmsporen vorzunehmen.

Die Bildungsweise, der Bau und alle andere Eigenschaften dieser Schwärmsporen sind dieselben, wie wir sie bei anderen Oedogonien antreffen und die schon so trefflich beschrieben sind. — Ich übergehe also die Beschreibung dieser Verhältnisse um so mehr, da ich jetzt denselben nichts neues beizufügen vermag. — Es bedarf kaum hervorgehoben zu werden, dass nach dem die Schwärmer in Ruhe gekommen sind zu keimen anfangen, und sich zu kleinen vor ihrer ersten Theilung länglich ovalen, dann aber Flaschenförmigen Keimpflänzchen entwickeln. (Taf. I. f. 3. 4. a. b. c.) — Ich will hier den Leser nur darauf aufmerksam machen, dass aus diesen von geschlechtslosen Individuen herstammenden Schwärmern sowohl geschlechtslose als auch geschlechtliche Individuen hervorgehen.

Zu den geschlechtslosen Individuen stehen sowohl ihrer Gestalt als auch ihrer Verrichtung nach die männlichen Fäden näher, denn hier wie dort sind die Fäden in ihrer ganzen Länge gleich dick, bei beiden besteht der Faden aus durchaus gleichwerthigen Zellen, welche Schwärmsporen erzeugen. — Wie auffallend aber auch die Aehnlichkeit zwischen diesen beiden individuellen Formen der Art ist, ebenso gross und ebenso klar ausgesprochen ist auch unter

ihnen die Verschiedenheit in Bezug der Theilungsweise ihrer Zellen und in Bezug des Werthes ihrer Schwärmer.

Ein Faden, welcher sich zu einem Männchen entwickeln soll, verändert plötzlich nachdem er eine gewisse Länge erreicht hat zur Anlegung der Antheridien die Theilungsweise seiner Zellen. — Die Stelle, wo diese Veränderung zuerst in die Erscheinung tritt ist nicht bestimmt, sie kann ebenso am obern oder an dem untern Ende des Fadens beginnen und sich gegen die Mitte des Fadens zu fortsetzen, wie sie auch nicht selten gerade an dem mittleren Theile des Fadens zuerst bemerkbar wird und sich von dort gegen das eine oder andere oder aber beide Enden des Fadens verbreitert. Es ist aber mit Bestimmtheit nachweisbar und mit grösster Sicherheit zu beobachten, dass dieser Veränderung eine jede Zelle des männlichen Fadens ohne Ausnahme unterworfen ist.

Die Bildung der Antheridienzellen geht bei dieser Art ebenfalls auf die von Pringsheim bei anderen Oedogonium-Arten festgestellte Weise vor sich. — Wir sehen also auch hier die einzelnen Zellen des männlichen Fadens sich durch hoch oben angelegte Scheidewände theilen, wodurch eine obere kleinere und eine grössere untere Tochterzelle erzeugt wird, von denen jene sich nicht mehr theilt, während an diesem der Theilungsvorgang noch 2—3mal wiederholen kann. — Es ist selbstverständlich, dass in Folge dieser Entwicklungsweise endlich der ganze männliche Faden aus zumeist kleinen niederen Zellen bestehen wird. Da sich aber die Theilungen nicht in einer jeden Zelle des Fadens gleichmässig wiederholen, und da auch bei der 2ten oder 3ten Theilung der Zelle die untere Tochterzelle, wenn auch unbedeutend so doch immer grösser als ihre obere Schwesterzelle ist, so folgt daraus, dass auch nach den vollendeten Theilungen der Faden nicht aus gleich grossen Zellen gebildet wird. — In der Regel sind diese verschieden grosse Zellen des Fadens so angeordnet, dass auf 3—4 niedere eine grössere aber verschieden hohe Zelle folgt. — (Tafel I. Fig. 2. g—k.)

Die Höhe der Antheridien-Zellen wechselt zwischen 0.010 bis 0.030 m. m. während ihre Breite ohne Ausnahme 0.020 m. m. beträgt. — Noch bevor die Theilungen Behufs Anlegung der Antheridien-Zellen begonnen haben, ist schon an dem Inhalte derselben bemerklich, wie die Chlorophyllbänder sich in Körperchen umgestalten, wie letztere ihre Anfangs freudig grüne Farbe allmählig blasser werdend verlieren bis endlich zur Zeit der vollendeten Theilungen der Zellen die Farbe gelblich-grün dann grünlich-gelb



wird. — Es verliert sich dann später auch der grünliche Schein und nachdem das Chlorophyll vollständig verschwunden ist, erhält der Inhalt durch die in das Plasma eingebettete orangegelbe Körnchen eine blass Orangegelbe Färbung.

Wie aus dem Gesagten ersichtlich ist, stimmen die männlichen Fäden dieser Art in ihrer bisher verfolgten Entwicklungsweise mit denen der übrigen diöcischen Arten im Allgemeinen überein, im weiteren Verlaufe aber zeigen die Männchen unserer Pflanze ein wesentlich anderes Verhalten.

Eine jede Zelle des männlichen Fadens kann einen Schwärmer erzeugen. — Dieser Vorgang ist im Allgemeinen von denselben Erscheinungen begleitet, wie die Bildung der geschlechtslosen Zoosporen und das Bild, welches sich während dieses Processes vor dem Beobachter entrollt zeigt kurz zusammengefasst folgende Einzelheiten:

Die Bildung der Schwärmer wird erst dann begonnen, wenn der Inhalt der Zellen schon orange-gelb gefärbt ist, — und das erste Zeichen, woran man den Beginn der Bildung des Schwärmers erkennen kann, ist, dass die Farbstoffkörperchen immer mehr verschwinden dagegen der Plasmatische Theil des Inhaltes sich vermehrt. — Dann beginnt der gesammte Inhalt sich zu bewegen, indem er sich mit seiner ganzen Masse hin und her dreht.

Da zu dieser Zeit den grössten Theil des Zellinhaltes das farblose Plasma ausmacht, in welchem nur zerstreut hier und da wenige Farbstoffkörperchen eingebettet liegen, so ist es klar, dass hier die Mundstelle des zukünftigen Schwärmers nicht unmittelbar aufzufinden und zu erkennen ist, wie aber der Zeitpunkt des Austretens des Schwärmers herannahet so wird das Vorhandensein der Mundstelle durch das Auftreten und durch die Bewegung der um die Mundstelle geordneten Cilien bemerklich.

Das Austreten der Schwärmer wird auch hier durch einen Querriss der Zellwand ermöglicht, welcher auch hier in der Nähe der oberen Scheidewand der Zelle erfolgt.

Sobald der Schwärmer durch das Aufreissen der Mutter-Zellwand eine freie Oeffnung zu seinem Austritt gewinnt, sieht man ihn sogleich sich vorerst zusammenziehen (Taf. I. Fig. 11. 12. aa.); gleichzeitig erhebt er sich allmählig gegen die Oeffnung solange — ohne Veränderung seiner Gestalt, bis seine Mundstelle über den Rand der aufgerissenen Mutterzellwand erscheint. — In diesem Momente tritt plötzlich der Haarkranz um seine Mundstelle auf,

der Schwärmer zieht sich nun noch rascher zusammen, und indem er in Folge dessen eine kugelige oder ovale Gestalt annimmt, setzt er sich auch sogleich mit Hülfe seines Haarkranzes in Bewegung und schwärmt. (Taf. I. Fig. 12. d.).

Während ihres Schwärmens zeigen sie dieselbe Bewegungserscheinungen wie die geschlechtslosen Schwärmer, denn nicht nur drehen sie sich um ihre Axe während sie mit der Mundstelle voraus eilen; sondern ist auch in der Schnelligkeit der Bewegung kein Unterschied zu finden.

Das Austreten der in den niedrigen Zellen gebildeten Schwärmer ist von dem obengeschilderten Vorgange insofern abweichend, da bei diesen, der sich zum Schwärmer gestaltende Inhalt gleich nach dem Aufreissen der Zellwand durch den Riss seitlich einen dünnen schmalen Fortsatz hinausstreckt, der übrige Theil seiner Masse schlüpft dann langsam nach bis er den Haarkranz bekommt, und das Innere seiner Mutterzelle ganz verlässt (Taf. I. Fig. b. c. d.).

Während — wie bekannt — bei anderen diöcischen Arten dieser Gattung die durch die Antheridienzellen der Männchen erzeugten Schwärmer die Befruchtung unmittelbar vollziehenden Samenkörper sind, zeigt unser Oedogonium ein wesentlich anderes Verhalten.

Nachdem nämlich die Schwärmer  $\frac{1}{2}$ —1 Stunde lang geschwärmt haben, setzen sie sich in Ruhe kommend auf die Oogonien oder wenigstens auf die unmittelbar benachbarten Zellen, und bilden einzellige Zwergmännchen. Die durch die Antheridienzellen der Männchen erzeugten Schwärmer sind also wahre Androsporen.

Die Zwergmännchen sitzen gewöhnlich zu 3—6 um oder auf ein Oogonium, es sind aber die Fälle durchaus nicht selten, wo sie das weibliche Geschlechts-Organ zahlreicher umgeben. So habe ich nicht selten Oogonien gesehen, die durch 20—40 ja sogar 50 Zwergmännchen umgeben waren (Taf. I. Fig. 9. 10. 16.)

Die Zwergmännchen sind eiförmig, ihre Länge beträgt 0,020 bis 0,030 m. m. während ihr Querdurchmesser 0,010—0,020 m. m. ausmacht.

Nach dem Verlaufe ihrer Ruhezeit beginnen sie die Samenkörperchen zu bilden, welcher Vorgang in der Zweitheilung ihres Inhaltes besteht. — Dieser Zerstückelung geht eine Bewegung des Inhaltes im Inneren der Zelle voran, in dem derselbe an der Wand der Zelle von unten hinauf und zurück gleitet. — Während der Dauer dieser Bewegung ist es auch bemerklich, dass entsprechend

der Theilungs-Ebene ein farbloser Plasma-Streifen in die Erscheinung tritt. — Das Auftreten dieses Plasmastreifens ist um so deutlicher und leichter wahrnehmbar, da dieser Vorgang durch Ausweichen der Farbstoffkörperchen aus dieser Ebene begleitet ist (Taf. I. Fig. 10. v. Taf. II. Fig. 1. v.) — Ist nun der Plasma-Streifen zu seiner vollständigen Ausbildung gelangt, so beginnen die über und unter ihm befindlichen Theile des Inhaltes sich rascher zu bewegen, und neben der soeben angegebenen Art der Bewegung sieht man auch die beiden Inhalts-Portionen in der Richtung der Längsaxe des Zwergmännchens sich zusammenziehen und ausdehnen. — Diese unruhigen Zuckungen der in der Entwicklung begriffenen Samenkörper werden nun immer lebhafter und rascher, und dauern so lange fort bis die durch den Plasmastreifen abgegrenzten Inhaltstheile durch die mittlerweile in der Theilungsebene aufgetretene und nun immer mehr sich vertiefende Einschnürung von einander vollkommen getrennt werden, und die beiden Spermatozoen nun fertig sind. In ihrer Lage stimmen sie insofern überein, dass ihre Mundstellen nach einer und derselben Seite orientirt sind.

In demselben Augenblicke, in welchem die Bildung der Spermatozoen vollführt und beendet wird, hören auch zugleich die Bewegungserscheinungen, die bisher bei ihnen bemerkbar waren, plötzlich auf, und die Samenkörper verbleiben bis zum Zeitpunkte ihres Austretens ruhig und unbeweglich in ihrer Mutterzelle.

Die Fäden der weiblichen Individuen sind am frühesten von den zwei übrigen Formen unterscheidbar, da an ihnen schon sehr frühe die sie characterisirenden Oogonien auftreten. — Die Länge ihrer vegetativen Zellen beträgt 0.020—0.040 m. m., während ihre Dicke zwischen 0.0250—0.0270 schwankt. — Die Oogonien, welche — selbstverständlich hier auf dieselbe Weise wie bei den übrigen Arten der Gattung gebildet werden — treten an einem Faden gewöhnlich in grösserer Zahl auf, erscheinen sie aber auch noch so zahlreich, so sind sie von einander doch immer durch vegetative Zellen getrennt; wenigstens habe ich niemals gesehen, dass zwei oder mehrere Oogonien unmittelbar übereinander gelegen wären. — In ihrem ausgebildeten Zustande sind sie bald oval bald elliptisch und beide dieser Formen sind an einem und demselben Faden anzutreffen. — Ihre Länge beträgt 0.040—0.050 m. m. während ihre Dicke immer 0.040 m. m. ausmacht.

Bevor die Oogonien geschlechtsreif sind, stimmt ihr Inhalt mit dem der vegetativen Zellen überein. — Beim Herannahen

jenes Entwicklungszustandes aber sieht man bald, dass sich die Chlorophyllbänder allmählig verlieren und nun derselbe Farbstoff in Gestalt von Körperchen auftritt, die immer zahlreicher werdend endlich in so grosser Menge erscheinen, dass das Innere des Oogoniums durch dieselben und durch das mittlerweile auch vermehrte Plasma vollständig erfüllt wird (Taf. I. Fig. 1. a. b. Fig. 6. t.).

In diesem Zustande erwartet nun das Oogonium den Zeitpunkt seiner geschlechtlichen Thätigkeit.

Zur Zeit der Geschlechtsreife ist nun vorerst jene merkwürdige Veränderung in der Anordnung des Inhaltes des Oogoniums zu beobachten, welche schon von Pringsheim bei mehreren Oedog. Arten gesehen und beschrieben wurde. — Es wird also auch hier das Auftreten eines farblosen Fleckes bemerklich, welcher unmittelbar unter der oberen Scheidewand des Oogoniums an dessen einer Seite erscheint, sich allmählig vergrössert und in Folge dessen den grüngefärbten Inhaltstheil nach hinten und unten drängt (Taf. I. Fig. 7. f. Fig. 8. f.). — Hat nun dieser von angesammelten Protoplasma gebildete Fleck seine volle Grösse erreicht, so sieht man plötzlich die Wand des Oogoniums durch einen Querriss deckelförmig aufgehen, und das Protoplasma durch die so entstandene Oeffnung austreten (Taf. I. Fig. 9. 10. p.). Während der ausserhalb des Oogoniums befindliche Theil des Plasmas nun sich immer mehr ausbreitend und hierbei auch an Durchsichtigkeit zunehmend sich endlich im umgebenden Wasser auflöst, tritt auf der freien Oberfläche des im innern des Oogoniums verbliebensn Theiles jene Zellstoffhülle auf, die durch Pringsheim als Befruchtungsschlauch benannt worden ist.

Ist dieser schon ausgebildet so trennt sich das im Innern des Oogoniums verbliebene Plasma vom Befruchtungsschlauch und zieht sich allmählig wider zurück. — Nach seinem Rückzuge bleibt es aber nicht, wie bei den übrigen Oedogonien-Arten in Form einer farblosen Masse gesondert zurück, im Gegentheil es vermischt sich mit dem gefärbten Inhaltstheile des Oogoniums so vollständig, dass nach der Vollendung der Vereinigung der beiden Inhaltstheile an der der Oeffnung des Oogoniums zugekehrten Seite des Inhaltes an dessen Oberfläche nur ein äusserst, schmaler Hautschicht ähnlicher, Plasma-Streifen sichtbar ist (Taf. II. Fig. 5. 6. 8. 15. p.). — Sofort nach Beendigung dieser Vorgänge sieht man auch die Contraction des Inhaltes erfolgen, wobei er die Form einer Kugel annimmt, und so die nackte und unbefruchtete Eizelle darstellt. —

Zur Vervollständigung der Characteristik der weiblichen Individuen dieser Art mag es hier erwähnt sein, dass dieselben aus ihren geschlechtslosen Zellen niemals Zoosporen erzeugen.

Sind die Weibchen und Männchen in ihrer Entwicklung so weit fortgeschritten, soweit wir sie in unserer Schilderung verfolgt haben, so hört die Parallele ihres weiteren Entwicklungslaufes auf, sie erreicht einen Wendepunkt, von wo nun beide einem gemeinsamen Vereinigungspunkte sich annähernd zu eilen und ihre Selbständigkeit aufopfernd die Mühen ihrer bisherigen Thätigkeit ausruhen, und den Wirkungskreis neuen und jungen Kräften übergeben.

Der bisher verfolgte Entwicklungsgang der geschlechtlichen Individuen dieser Pflanzen-Art, hat uns bis zum Zeitpunkte der Ausübung ihrer Aufgabe geführt. — Es ist dies der Befruchtungs-Akt.

Obwohl die Oedogonien auch schon im allgemeinen sehr günstige Objecte zur Beobachtung dieses interessanten Vorganges darbieten, so wird doch, wie ich glaube, kaum eine zweite der bisher bekannten Arten zum Studium desselben so vorzüglich geeignet sein, als die besprochene, denn nicht nur die Grösse und die helle Färbung der Samenkörper sondern auch das Verhalten beider Geschlechts-Elemente unmittelbar vor und während des Zeugungsactes lassen alle die interessanten und wichtigen Erscheinungen, auf welche die Aufmerksamkeit, das Auge des Beobachters gerichtet werden sollen und können mit der grössten Klarheit und Bestimmtheit verfolgen und beobachten. Da der Zeugungsakt bei dieser Pflanze manche interessante und eigenthümliche Einzelheiten darbietet, so gestatte mir der geneigte Leser diesen Vorgang hier zu schildern.

Wie es einerseits feststeht, dass zur Vermeidung der Selbstbefruchtung die Diöcie das geeignetste und sicherste Mittel ist, so ist es anderseits auch klar, dass bei dieser Art der Geschlechter-Vertheilung, das Zusammenwirken der Geschlechtselemente wieder nur durch zu diesem Zwecke geeignete Einrichtungen ermöglicht wird. — Durch dieselben muss nun zweierlei erreicht werden, denn theils müssen sie dazu dienen, die Geschlechtstheile einander möglichst nahe zu bringen, theils aber dazu, das Hineingelangen der Samenkörper zur Eizelle möglich zu machen und zu begünstigen. — In erster Richtung wird nun bei den Oedogonien, wie bekannt theils durch die Beweglichkeit der Samenkörper, theils aber bei den Androsporischen Oedogonien durch jene, von

Pringsheim zuerst scharf hervorgehobene Eigenschaft der Androsporen entsprochen, dass diese sich entweder auf die Oogonien oder auf die denselben unmittelbar benachbarten Zellen setzen. — Was dagegen das Hineingelangen der Samenkörper in den Befruchtungsschlauch und so die Vereinigung desselben mit der Eizelle anbelangt, so ist das theils von der Lage der Zwergmännchen, theils aber auch von dem Verhalten der Samenkörper während ihres Austretens aus ihrer Mutterzelle abhängig. — Dass die Lage, in welcher die Zwergmännchen dem Oogonium aufsitzen, für die Samenkörper nicht gleichgiltig ist, ist einleuchtend, und braucht hier kaum besonders hervorgehoben zu werden. — Dass aber ausser der Lage der Zwergmännchen auch das Verhalten der Samenkörper auf das Gelingen der Befruchtung erschwerend oder begünstigend einwirkt, habe ich an der hier behandelten Art — auf welche meine Beobachtungen in dieser Richtung beschränkt sind — auf das klarste und einleuchtendste beobachtet. Es ist von vorneherein klar, dass seien die Zwergmännchen, in welcher immer Lage, die Samenkörper, im Falle sie sich bei ihrem Austreten vollkommen gleich verhalten, beim Auffinden der Oeffnung des Befruchtungsschlauches beide gleich begünstigt oder gleich benachtheiligt sein werden. — Nehmen wir z. B. an, das Zwergmännchen sitze unterhalb und links von der Oeffnung des Befruchtungsschlauches in aufrechter Stellung, nehmen wir zugleich an, dass die zwei Samenkörper bei ihrem Austreten aus ihrer Mutterzelle beide nach links und die Mundstelle nach unten richtend ausbiegen und in dieser Richtung sich dann fortbewegen, so ist es leicht einzusehen, dass in diesem Falle einerseits die Samenkörper nur äusserst schwer und nur nach sehr langem Herumsuchen die Oeffnung des Oogoniums finden können, aber auch anderseits beide mit gleicher Wahrscheinlichkeit ihr Ziel verfehlen dürften.

Dem ist nun nicht so, denn die Samenkörperchen unserer Pflanze zeigen ein anderes Verhalten. — Ich habe schon oben mitgetheilt, dass sobald die Trennung der beiden Samenkörper vollendet ist, dieselben bis zu ihrem Austreten sich ruhig verhalten. — Diese Ruhe dauert aber nur während einer sehr kurzen Zeit, denn nach Verlauf kaum einiger Secunden beginnt die Bewegung wieder nur zu einem andern Ende und mit einem anderen Ergebnisse. — Die neu eingetretene Bewegung bekundet sich meist in einigen an den Samenkörpern bemerklichen Zuckungen, darnach erfolgt die Streckung und Vergrösserung des oberen



Spermatozoons in so hohem Grade, dass in Folge dessen die Wand des Zwergmännchens hoch oben durch einen Ringförmig umlaufenden Querriss berstet. — Der kleinere obere Theil der Wand wird nun durch den sich mehr und mehr ausstreckenden Samenkörper als eine kleine Kappe in die Höhe gehoben, während der untere und bedeutend grössere Wandtheil den unteren Theil des austretenden Spermatozoons und den ganzen unteren Samenkörper noch umfasst (Taf. II. Fig. 2. a. b.). Wenn sich der obere Samenkörper bis zu einer gewissen Höhe schon gestreckt hat, so sieht man plötzlich einen Theil seiner Masse in Gestalt eines schmalen länglichen Fortsatzes unter der Kappe an einer Seite des Zwergmännchens hervortreten, — und indem nun dieser Fortsatz an Masse mehr und mehr zunimmt, so wird dadurch theils das kleine Kappchen auf die entgegengesetzte Seite abgeworfen, theils aber das Ausschlüpfen des Samenkörpers vollzogen. — Ist der Samenkörper mit etwas mehr als der Hälfte seiner Masse schon ausserhalb der Mutterzelle, dann sieht man plötzlich an seiner gegen das abgeworfene Kappchen zu gerichteten Seite, die Mundstelle mit seinem Haarkranze (Taf. II. Fig. 2. c. d.) erscheinen, und mit nach oben gerichteter Mundstelle austreten.

Das obere Spermatozoon hat noch gar nicht sein Ausschlüpfen ganz beendet, und steckt noch so zu sagen mit dem Fusse in seinem Gehäuse, der untere Samenkörper erwartet schon mit Unruhe das Entfernen seines Genossen, und es wird durch sein Verhalten dem Beobachter ein überraschender und eigenthümlicher Anblick geboten, wie der untere Samenkörper mit seiner plötzlich hervorgetretenen glänzenden Mundstelle umgeben von dem beweglichen Cilienkranze nach oben hinauf blickt, sich abwechselnd bald zusammenziehend, bald wieder mit einem Male ausdehnend unruhig bewegt, als würde er durch seine Schulterstösse das Scheiden des oberen Samenkörpers beschleunigen. Hat der obere Samenkörper schon seine Geburtsstätte verlassen, so erfolgt nach Ablauf von einigen Secunden, manchmal aber erst nach 5—10 Minuten der Austritt des unteren Samenkörpers. Er erhebt und streckt sich die seitlich gestellte Mundstelle an der Wand hinaufschiebend so lange, bis die Mundstelle den Rand der geöffneten Mutterzelle erreicht, dann strockt er sich besonders an seinem oberen Theile noch stärker und indem er in demselben Augenblicke ausbiegend seine Mundstelle nach unten richtet, eilt er aus der Mutterzelle hinaus (Taf. II. Fig. 3. a. b. c. Fig. 6.).

Wenn man nun die austretenden Spermatozoen näher betrachtet, so muss dem Beobachter vor allem andern das auffallend erscheinen, dass trotzdem die Samenkörper in ihrem Gehäuse so gelagert sind, dass ihre Mundstelle nach einer Seite gerichtet ist, sie sich trotz dieser übereinstimmenden Lage doch bei ihrem Austreten, nach entgegengesetzten Richtungen in Bewegung setzen. — Dies wird aber gerade von ihrem Verhalten während ihres Ausschlüpfens bedingt. — Bei dem oberen Spermatozoon sehen wir, dass er zuerst gerade an der der Mundstelle entgegengesetzten Seite austritt und seine Masse so lange nachschlüpft, bis ungefähr nun mehr die Hälfte desselben in der Mutterzelle noch enthalten ist. — Er ist hierbei nach derselben Richtung hin gebogen und wird in diesem Momente, von der an der convexen Seite desselben auftretenden Mundstelle in ein unteres und in ein seitlich von ihr gelegenes Stück getheilt (Taf. II. Fig. 2. c. d.). — Nun erfolgt vorerst die Neigung des letzteren nach der Basis des Zwergmännchens, wodurch die bis jetzt kaum von ihrer seitlichen Lage gerückte Mundstelle etwas nach der Seite gezogen wird, nach welcher eben das Ausschlüpfen des Samenkörpers erfolgt war, und ist dies geschehen, dann sieht man plötzlich die Contraction des Samenkörpers eintreten. Da dies von unten nach oben, wie von der Austrittsseite her gleichzeitig und gegen die Mundstelle gerichtet geschieht, so ist nur sehr natürlich, dass indem so der Samenkörper seine Gestalt annimmt, er zugleich in der Richtung, nach welcher seine Mundstelle schaut, also nach oben und etwas nach der Mundstellen-Seite hin austreten und sich in Bewegung setzen wird. — Nach dem Austreten sieht man nun, dass indem dieser obere Samenkörper sich in der bezeichneten Richtung so zu sagen fort schiebt, er sich zugleich mit der Mundstelle nach der entgegengesetzten Seite langsam und so lange hin wendet, bis seine Mundstelle nun gerade nach der Seite gerichtet erscheint, nach welcher er das Ausschlüpfen begonnen hat.

Was den unteren Samenkörper anbelangt so wird bei ihm das Anbiegen mit nach unten gerichteter Mundstelle dadurch ermöglicht, dass in dem Momente, als seine Mundstelle den Rand der offenen Mutterzellenwand erreicht, ein Theil seiner Masse sich rasch und so über die Mundstelle hinauf schiebt, dass hierdurch der Samenkörper unter derselben bald stark verschmälert erscheint, während er über der Mundstelle eine meistens starke Keule bekommt, welche nach der Mundstellenseite sich rasch hervor

wölbend dem Samenkörper das Ueborgewicht und in Folge dessen das Ausbiegen nach dieser Seite hin verschafft. Ein Theil seiner Masse ist noch in der Mutterzelle, und schon sieht man die Contraction des Samenkörpers erfolgen, wobei derselbe etwas in der der Mundstelle entgegengesetzten Richtung hinaufgehoben die Stellung der an der concaven Seite gelegenen Mundstelle aber nicht verändert wird, diese also nach unten und nach vollendetem Austreten und der Gestaltung des Samenkörpers zugleich auch nach derselben Seite zu gewendet erscheint, nach welchen sich vor ihm die Mundstelle des oberen Samenkörpers orientirt hat. — Offenbar befinden sich nun beide Samenkörper wieder wie vor ihrem Austreten in einer gleichsinnigen Lage; denn beide sind nun mit ihrer Mundstelle der Wand des Oogoniums zugewendet. Um in diese zu gelangen wenden sich beide vollständig um, während aber der obere Samenkörper seine Wendung mit nach oben gerichteter Mundstelle erst dann ausführt, wenn er schon vollständig aus der Mutterzelle hinausgetreten, und seine Gestaltung vollzogen hat; wendet sich der untere Samenkörper gerade während seines Ausschlüpfens um, also noch bevor er die ihm als fertigen freien Samenkörper zukommende Gestalt angenommen hätte. — So geht nun das Ausschlüpfen der Spermatozoen vor sich, und ich glaube es hier ausdrücklich hervorheben zu müssen, dass mir in den zahlreichen Fällen, in welchen ich diesen Prozess beobachtet habe, auch nicht ein einziger Fall vorgekommen ist, in welchem sich die Samenkörper während ihres Austretens anders, als hier mitgetheilt wurde, verhalten hätten. Die auf diese Weise ausgeschlüpfen Samenkörper zeigen ein sehr auffallendes Verhalten. Sie zeigen nämlich keine laufende, sondern nur eine herumtastende zuckend-zitternde Bewegung, in Folge dessen sie auch ihre Lage nur schwerfällig und langsam verändern können. Sie umgehen hierbei eine zickzackförmige Linie beschreibend das Oogonium, und fahren in ihrer derartigen Bewegung solange fort, bis sie die Oeffnung des Befruchtungsschlauches gefunden haben, oder zu Grunde gehen. — Da diese Spermatozoen eine nicht geringe Contractilität besitzen, so ändern sie ihre Gestalt während des Schwärmens fortwährend; dem zu Folge sie vor dem Beobachter bald als kugelige, bald wieder als Ei- oder stark zugespitzt keilförmige Körperchen erscheinen, die in ihrer eigenthümlichen Bewegung — als würden sie ausruhen — manchmal auf einige Secunden innehalten (Taf. II.

Fig. 4. a—c.). Wenn sie frei verbleiben so kann ihre Bewegung 2—3 Stunden lang dauern.

Nach dem Gesagten wird es nun nicht schwer, die Frage, worin die Vortheilhaftigkeit dieser Einrichtung bestehe, zu beantworten. — Durch die Art und Weise, wie die beiden Samenkörper ihre Mutterzelle verlassen, wird nun vorerst das erreicht, dass dieselben von einander und zwar in entgegengesetzter Richtung entfernt werden; wenn nun dies einerseits den Vortheil bietet, dass die Oeffnung des Befruchtungsschlauches zu gleicher Zeit in zwei verschiedenen Richtungen gesucht werden kann, so ist damit noch das verbunden, dass hierdurch, seien die Zwergmännchen sonst in welcher immer Stellung, der eine der beiden Samenkörper nothwendiger Weise immer näher zur gesuchten Oeffnung zu stehen kommt, als der andere, dass also das eine Spermatozoon im Auffinden derselben immer mehr als das andere begünstigt wird, wodurch auch selbstverständlich das Gelingen der Befruchtung stark gesichert wird. Es folgt aber aus dem zuletzt Gesagten der zweite Vortheil, welchen wir hier hervorheben müssen, und er besteht darin, dass durch das geschilderte Verhalten der Samenkörper die aus der Stellung der Zwergmännchen entspringenden und beim Aufsuchen der Oeffnung des Oogoniums sich geltend machenden Hindernisse möglichst beschränkt und auch behoben werden.

Durch die Stellung, in welchen sich die Zwergmännchen am Oogonium befinden, wird also die Vortheilhaftigkeit und Nützlichkeit dieser Einrichtung nicht beschränkt, und nicht geändert. Ob aber der obere oder der untere Samenkörper der bevorzugte sei, dies hängt zu grossem Theile gerade von derselben ab; nur zu grossem Theile nicht aber ganz — denn wie wir gleich sehen werden ist dies auch noch davon abhängig, in welcher Lage sie sich befinden, d. h. nach welcher Seite hin die Mundstellen der in ihnen enthaltenen Samenkörper orientirt sind.

Um die Geduld meiner geneigten Leser nicht noch durch Herzaählung vieler Einzelheiten zu ermüden, will ich hier diese Verhältnisse lieber an einigen Beispielen erläutern, ich wähle hierzu, die auch an der beigelegten Tafel abgebildeten Fälle, aus (Taf. II. Fig. 5. 6. 7.). — Die Fig. 5. stellt ein Oogonium vor, an welchem zwei Zwergmännchen sich befunden haben, beide waren an derselben Seite des Oogoniums, an welchen letztere geöffnet war, nur hat der eine in aufrechter Stellung über der Oeffnung, der andere in liegender Stellung unter derselben Platz

genommen. — Sehen wir vorerst das obere Zwergmännchen; dasselbe war so gelegen, dass die Mundstelle seiner Samenkörper gegen die geöffnete Seite des Oogoniums gerichtet war; beim Austreten hat sich der obere Samenkörper mit nach oben gerichteter Mundstelle umgewendet und ist in Folge dessen hinter das Zwergmännchen, also auch auf die der Oeffnung des Oogoniums entgegengesetzte Seite gerathen, während der untere Samenkörper ungefähr 3 Minuten später mit nach unten gerichteter Mundstelle ausschlüpfend sich gerade nach der Seite ausbog, an welcher das Oogonium geöffnet war, und hat auch in diesem Falle nach kaum zwei, drei Zuckungen, die Oeffnung des Befruchtungsschlauches gefunden (Fig. 7. Taf. II.). — In diesem Falle war also der untere Samenkörper der Bevorzugte; wäre aber das Zwergmännchen so gestanden, dass die Mundstellen der Samenkörper, von der Oeffnung des Oogoniums abgewendet gewesen wären, so ist es klar, dass dann nicht das untere, sondern das obere Spermatozoon begünstigt gewesen wäre; in beiden Fällen erscheint aber das Auffinden der Oeffnung wenigstens für das eine Spermatozoon erleichtert, also die Befruchtung mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit gesichert. Bei dem unter der Oeffnung des Oogoniums (Fig. 5. Taf. II.) befindlichen Zwergmännchens war die Lage eine solche, dass die Mundstellen der Samenkörper nach unten d. h. in einer von der Oeffnung abgewendeten Richtung gelegen waren; beim Austreten der Spermatozoen hat sich das obere so umgewendet, wie ich es oben für ihn angegeben habe, und ist in Folge dessen über seine Mutterzelle, zugleich aber auch in die Nähe der Oeffnung des Befruchtungsschlauches gelangt, während das untere nach seinem in oben geschilderter Weise erfolgten Ausschlüpfen unter seine Mutterzelle also von der Oeffnung entfernter als sein Genosse zu stehen kam. Hierbei war also, wie es leicht ersichtlich ist, der obere Samenkörper bevorzugt, der untere aber benachtheiligt, durch die Bevorzugung des erstern aber das Hineingelangen zur Eizelle wieder begünstigt worden.

Nach den hier kurz erläuterten zwei Fällen glaube ich nun auf die Vorführung noch mehrerer Beispiele verzichten zu können, da nach diesen für alle die übrigen Stellungsverhältnisse nach weniger Ueberlegung es leicht herauszufinden sein wird, welcher der beiden Samenkörper in einer oder der andern Lage des Zwergmännchens der Begünstigte sein muss. Zur Vervollständigung

will ich hier nur noch das beifügen, dass, da an einem Oogonium die Zwergmännchen gewöhnlich — wie auch oben mitgetheilt wurde — nicht einsam, sondern zu mehreren, und in den allermeisten Fällen an der geöffneten Seite desselben Platz nehmen, und hierbei in Bezug der Orientirung der in ihnen enthaltenen Samenkörper sehr verschieden gelagert zu sein pflegen, so ist hierdurch einerseits die Wahrscheinlichkeit des Gelingens der Befruchtung vergrössert, andererseits aber der kleine Nachtheil, welcher bei der Begünstigung nur des einen Samenkörpers für den andern hervorgeht, möglichst verkleinert und beschränkt.

Hat nun das Spermatozoon die Oeffnung des Befruchtungsschlauches aufgefunden, so begegnet es einem Hindernisse, wodurch das Hineingelangen desselben zur Eizelle erschwert ist. — Die Grösse der Samenkörper übertrifft nämlich so sehr die Weite der Oeffnung des Befruchtungsschlauches, dass sie durch diese, ohne Veränderung ihrer Grösse und Gestalt nicht frei durchschlüpfen können. — Zur Besiegung dieses Hindernisses werden nun die Samenkörper durch ihre hochgradige Contractilität verholfen. — Man sieht nun demgemäss, dass sich der vor der Oeffnung des Befruchtungsschlauches befindliche Samenkörper plötzlich zusammenzieht, zugleich aber auch seine Gestalt so verändert, dass indem er seine Mundstelle mit dem Haarkranze stark verschmälert gegen die Oeffnung zu hervorstreckt, er selbst dabei keilförmig wird. — Das verschmälerte und zugespitzte Mundstellen-Ende des Samenkörpers wird nun durch die Oeffnung des Befruchtungsschlauches langsam hineingeschoben, und während sich das eintretende Spermatozoon an seinem Vorderende immer mehr vorstreckt, ist es zugleich sehr klar zu sehen, wie die Cilien des Haarkranzes sich lebhaft peitschenförmig bewegen. — Diese Bewegung der Cilien dauert nun solange, bis das Mundstellen-Ende des Samenkörpers der Oberfläche der Eizelle sich soweit genähert hat, dass die Cilien dieselbe nun erreichen, und die weiche plasmatische Masse der Befruchtungskugel berührend an derselben haften bleiben. Hierdurch ist nun der Samenkörper festgehalten und kann nicht mehr zurück, es erfolgt nun noch eine Zuckung und der Samenkörper berührt mit seiner Mundstelle die Eizelle. — In demselben Momente, als diese Berührung der beiden Zeugungselemente stattfindet erhellt das weibliche an der Berührungsstelle, es tritt ein ziemlich grosser rundlicher, farbloser und glänzender, an seinen Rändern aber ein wenig durchscheinender Fleck — der



Keimfleck auf (Taf. II. Fig. 7. 9.), welcher nun die Stelle der Verschmelzung der Zeugungselemente anzeigt, und dessen derartiges Erscheinen und Auftreten bis jetzt bei anderen Pflanzen nicht beobachtet wurde. — Sofort nach dem Auftreten des Keimfleckes beginnt nun die Vereinigung des Samenkörpers mit der Masse der Befruchtungskugel, wobei eine starke Contraction der letzteren, und das langsam fortschreitende Hineingleiten des Samenkörpers sehr klar zu beobachten ist. — Die Contraction der Eizelle äussert sich in solcher Heftigkeit, dass ihre hierdurch verursachte Gestaltänderung zugleich auch die Formveränderung des Oogoniums nach sich zieht (Taf. II. Fig. 7. 9. 10).

Endlich durchschlüpft der Samenkörper durch die enge Oeffnung des Befruchtungsschlauches mit seiner ganzen Masse, und indem er sich über die ganze Ausdehnung des Keimfleckes ausbreitet, erscheint er als ein mehr weniger halbkugelförmiges Körperchen (Taf. II. Fig. 11.), welches in dem Maasse kleiner und kleiner wird, in welchem, die an der Berührungsfläche stattfindende langsam fortschreitende Verschmelzung der beiden Befruchtungsmassen vor sich geht. — Bald sieht man ihn soweit in die Masse der Befruchtungskugel eingesenkt, dass er über die Oberfläche desselben nicht mehr hervorragt durch seine lebhafte Färbung aber noch an der Vereinigungsstelle kenntlich ist (Taf. II. Fig. 12.), indem nun aber an derselben einzelne Chlorophyll-Körner auftreten, und immer zahlreicher werden, sieht man auch dieses letzte Zeichen des befruchtenden Samenkörpers rasch verschwinden, und den Inhalt, der nun befruchteten Eizelle seine normale Anordnung wieder erlangen (Taf. II. Fig. 13.).

Das Hineinschlüpfen des Samenkörpers durch die enge Oeffnung des Befruchtungsschlauches, und die Vereinigung desselben mit dem weiblichen Zeugungselement erinnern den Beobachter unwillkürlich und auf das allerlebhafteste an jene Erscheinungen, welche man bei der Copulation z. B. einer Spirogyra zu beobachten Gelegenheit hat, denn hier wie dort sehen wir, dass das befruchtende Zeugungselement, um sich mit dem zu befruchtenden vereinigen zu können, durch eine zu seiner Grösse im Missverhältnisse stehende enge Oeffnung seinen Weg nehmen und seine Gestalt und Grösse der es durchlassenden Oeffnung anpassen muss, — hier wie dort erfolgt vor und während der Vereinigung der Zeugungsmassen ihre Contraction, und ebenso klar lässt sich auch wegen der auffallend abweichenden Färbung und der Grösse der Samenkörper die Ver-

mischung derselben mit der Masse der Eizelle auf das Klarste verfolgen. Die befruchtete Eizelle bekommt in 4—6 Stunden eine doppelt contourirte Zellstoffmembran (Taf. II. Fig. 14.). Sie verliert bald ihre grüne Färbung, wird intensiv orange-roth (Taf. I. Fig. 14.) und in diesem Zustande verweilt sie nun solange bis die weiteren Entwicklungs-Vorgänge ihren Anfang nehmen.

Die Veränderungen, welchen nun die befruchtete Eizelle nach Verlauf der Ruhezeit unterworfen ist, sind bis in die neueste Zeit trotz den einschlägigen Angaben Cleve's als noch nicht festgestellt angesehen worden, wenigstens zeigt darauf der Umstand, dass ich Cleve's Angaben nirgends in der einschlägigen Literatur auch in dem so ausgezeichneten und ausführlichen Lehrbuche von Professor Sachs nicht berücksichtigt finde.

Cleve's Angaben (Jakttagelser öfver den hvilande Oedogsporens utveckling, in öfvers af. k. Vet. Akad. förh. 1863. No. 4 p. 249 etc.) sind nun kurz in folgendem zusammen zu fassen: Der Inhalt der Oospore theilt sich nach Verlauf der Ruhezeit noch im Innern seiner Hülle in vier Portionen; diese treten in einer sie gemeinsam umschliessenden Hülle aus dem Oogonium heraus, aus dieser Hülle freigeworden gestalten sie sich zu Schwärmern, welche nach dem Schwärmen sich setzen, und ein jeder nun aus seinem Inhalte wieder einen Schwärmer bildet, über dessen Schicksal uns aber diese Angaben im Unklaren lassen.

Was meine eigenen in dieser Richtung angestellten Beobachtungen anbelangt, so sind meine Untersuchungen bis Ende April 1871 nur soweit gediehen, dass ich auf Grund derselben die Viertheilung des Inhaltes der Eizelle noch innerhalb der Wand derselben bestätigen konnte [so kam es, dass ich auch in meiner vorläufigen Mittheilung über diese Arbeit (Bot. Ztg. 12. 1871) diese Veränderung der Eizelle, als einen normalen Entwicklungs-Zustand hingestellt habe] ob aber diese vier Zellen zu Schwärmern sich gestalten, und welchen Werth sie und die durch Cleve erwähnten secundären Schwärmer besitzen, konnte ich nicht beobachten. Da bis zur erwähnten Zeit meine eigenen Beobachtungen, wenigstens der Hauptsache nach, mit den Angaben Cleve's in Uebereinstimmung waren, so schien es mir festgestellt zu sein, dass durch dieses Verhalten der Eizelle des Oedogoniums, diese Gattung nunmehr auch in dieser Hinsicht von Bulbochaete scharf getrennt wird, und ich muss gestehen, dass ich in dieser Richtung die Beobachtungen für abgeschlossen, und die Frage endgiltig gelöst

glaubte. — Da ich mich aber über die Entstehungsweise der Schwärmer, wie auch über die Art und Weise ihres Austretens durch eigene Beobachtungen Ueberzeugung verschaffen wollte, ferner da ich bestrebt war auch den Werth der aus dem Inhalte der Eizelle sich bildenden Schwärmer festzustellen, so beschloss ich, meine Untersuchungen in dieser Richtung fortzusetzen.

Was mir nun über das Schicksal der befruchteten Eizelle durch diese Untersuchungen bekannt geworden ist, will ich im Folgenden darlegen:

Die Ruhezeit der Oospore ist wenigstens bei der hier behandelten Art nur von kurzer Dauer. — Wenn sie nämlich nach der Befruchtung ihre grüne Farbe verlor, und dafür orange-roth geworden ist, zeigen sich bald an ihr jene Veränderungen, denen sie im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung unterworfen ist. — Es ist mir wohl nicht gelungen die Dauer der Ruhezeit mit einer solchen Pünktlichkeit zu bestimmen, dass ich mit voller Gewissheit angeben könnte durch wie viele Tage oder Wochen dieselbe währt, dass aber ihre Dauer wirklich kurz bemessen ist, darauf deuten die folgenden Thatsachen. — Erstens jene, dass die mit dem Oogonium unmittelbar verbundenen vegetativen Zellen in den meisten Fällen auch dann noch ihren frischen chlorophyllreichen Inhalt besitzen, wenn die in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft befindliche Eizelle ihren Inhalt bereits entleert hat.

Zweitens die Thatsache, dass an einem und demselben Faden, an welchem wir schon entleerte, oder in Entleerung begriffene Eizellen vorfinden, ausser diesen auch gewöhnlich — und zwar nicht selten zu den eben erwähnten sehr nahe — auch andere Oogonien und zwar in den verschiedensten Entwicklungszuständen antreffen. — Drittens der Umstand, dass es mir niemals gelungen ist, weder unversehrte lebenskräftige Eizellen enthaltende, noch aber leere Oogonien aus dem Verbande der Zellen des Fadens ausscheiden zu sehen.

Zur Bekräftigung meiner Behauptung will ich endlich noch hervorheben, dass die Oedogonien nicht in Form von Ruhesporen, sondern als aus 1—4—7 Zellen bestehende kleine Keimpfänzchen überwintern; es ist mir nämlich, vom späten Herbst angefangen bis zum Frühjahr, kein einziges Mal gelungen ruhende Eizellen zu finden, wo ich doch dagegen während derselben Zeit (von Anfang December bis Ende Februar) in dem Schlamm des mit Eis bedeckten Wassers und an den im Wasser liegenden Holzstücken,

Tausende und Tausende von Keimpflänzchen angetroffen habe. — Die hier vorgeführten Thatsachen werden — die Richtigkeit meiner Behauptung — wie ich glaube hinreichend beweisen.

Wenn nun die nach der Ruhezeit eintretenden Entwicklungsvorgänge begonnen haben, so sehen wir beim typischen Verlauf derselben, dieselbe Reihe der Erscheinungen vor uns entrollen, wie wir dies an den Eizellen der *Bulbochaete* zu beobachten Gelegenheit haben.

Das Verhalten der befruchteten Eizelle des *Oedogoniums* ist also in seinen Hauptzügen folgendes: der Inhalt der Eizelle schlüpft mit seiner ganzen Masse als eine nackte Zelle aus demselben heraus, nach dem Austreten zerstückelt sie sich, und ein jedes Inhaltsstück wird zu einen Schwärmer gestaltet.

Wenn man nun die aufeinanderfolgenden Momente dieses Entwicklungs-Processes mit Aufmerksamkeit verfolgt, so sind diejenigen Erscheinungen, durch welche sich die Eizelle des *Oedogoniums* von der des *Bolbochaete* in ihrem Verhalten unterscheidet, leicht aufzufinden und hervorzuheben.

Vor dem Austreten des Inhaltes sieht man die Eizelle sich vergrössern, und wenn dieser Process bis zu einem gewissen Grade fortgeschritten ist, so kann man an der Wand der Eizelle jene merkwürdige Veränderung bemerken, welche Walz (*Bot. Ztg.* 43. 44. 1870) als Ursache des Austretens der Schwärmsporen erkannt hat, und welche auch hier bei dem Austreten des Inhaltes der Eizelle als eine sehr geeignete Einrichtung benutzt wird, und welche, wie ich glaube, ein nicht uninteressantes Beispiel der Anpassungserscheinungen liefert.

Dem Austritte des Inhaltes der Eizelle geht immer die Quellung seiner Wandung vor; in dieser Veränderung aber ist Anfangs die Wand der Eizelle weder seiner Dicke noch seiner Fläche nach gleichmässig betheiligt, denn dieselbe geht vorerst nur an der inneren Hälfte der Wanddicke vor sich, und erstreckt sich in dieser Zeit nur auf die hinteren d. h. von der Oeffnung des *Oogoniums* abgekehrten und unteren Theile der Wand (*Taf. III. Fig. 1.*) — So kommt es nun, dass während einerseits der Inhalt der Eizelle durch die fortschreitende Anschwellung der Zellwand immer mehr zusammen gepresst wird, derselbe andererseits in Folge des von unten und hinten kommenden Druckes — im Sinne des Gesetzes des Parallelogrammes der Kräfte — seinerseits den grössten Druck auf den vorderen oberen Wandtheil ausüben, und also hier die

grösste Spannung derselben bewirken wird. — Auf diese Weise fällt — wie leicht einzusehen ist — die resultirende der auf den Inhalt wirkenden Druckkräfte gerade dort hin, wo vor der Befruchtung die Wand des Oogoniums sich geöffnet hat, und da die Eizellenwand an der entsprechenden Stelle aufreisst und nun die beiden Oeffnungen zusammenfallen, so wird das Austreten des Inhaltes von dieser Seite her nicht mehr gehindert. — Im Momente des Berstens der Eizellenwand sieht man den Inhalt desselben sich in Form einer kleinen stumpfendigen Papille hervordrängen. Kaum ein klein wenig hervorgestreckt sieht man nun die in Austritt begriffene Inhaltsmasse, in Folge der nun rasch vor sich gehenden Wasseraufnahme — sich in hohem Grade ausdehnen (Taf. III. Fig. 2.), wodurch theils die durch den Riss entstandene Oeffnung der Eizellenwand vergrössert, theils aber das Aufquellen derselben solange niedergedrückt und zurückgehalten wird, bis eben die Oeffnung zum Ausschlüpfen des Inhaltes entsprechend weit geworden ist.

Nun wird das Aufquellen der Zellmembran fortgesetzt. — Da aber die Quellung nun — während auch noch die untere Wand weiter anquillt, an den vorderen unteren Wandtheil auftritt, und an derselben von unten nach oben fortschreitet, so ist es klar, dass nun der Inhalt der Eizelle von vorne und unten nach oben und hinten, und von hier wieder durch die fertige Oeffnung nach aussen gedrückt wird, und so sehen wir auch, dass in dem Maasse, in welchem der Inhalt von vorne und unten nach oben und hinten gehoben wird, derselbe mit breitem Ende die Oeffnung überschreitet (Taf. III. Fig. 3.) und indem er nun sein Austreten langsam fortsetzt (Taf. III. Fig. 4.) endlich seine Hülle verlässt, und ins Wasser tretend, dort eine nackte elliptische Zelle darstellt (Taf. III. Fig. 5.) — Gleich nach dem Austreten wird die Masse dieser nackten Zelle etwas durchscheinender, und in Folge dieser Eigenschaft lassen sich die nun ziemlich rasch auftretenden Chlorophyllkörner insbesondere an den Rändern wahrnehmen (Taf. III. Fig. 5.)

Der ausgetretene Inhalt der Eizelle bleibt nun eine sehr kurze Zeit unverändert, denn in  $\frac{1}{2}$ —1 Minute nach seinem Freiwerden kann man an ihm bemerken, dass er sich ein wenig zusammenzieht, und zur selben Zeit an seiner Peripherie eine äusserst zarte einfach contourirte Hülle auftritt, welche gleich nach ihrer Bildung noch der sie erzeugenden Zelle überall dicht anliegt. Nach dem

Auftreten der Hülle ist nun die Mutterzelle, aus deren Inhalte die Schwärmer gebildet werden sollen, fertig, und dieser Process nimmt auch sofort nach dem Erscheinen der Mutterzellwand seinen Anfang, und ist von folgenden Erscheinungen begleitet:

Die Schwärmsporen bildende Mutterzelle schwingt sich Pendelförmig, während sie sich zugleich um ihren Längsdurchmesser dreht.

Zu gleicher Zeit, als diese Bewegungserscheinungen eintreten, ist auch noch zu beobachten, dass die Färbung der sich bewegendes Masse an zwei Stellen, nämlich an der Grenze des oberen und unteren Drittheiles des Längsdurchmessers, parallel mit dem Querdurchmesser, dunkler wird; ferner, dass an den den soeben erwähnten dunkleren Querstreifen entsprechenden Stellen, der Inhalt sich einzuschnüren beginnt, und dass in diesem Momente der Entwicklung das Chlorophyll an einzelnen Punkten aufgehäuft erscheint (Taf. III. Fig. 6.).

Da nun die begonnene Einschnürung so lange fortschreitet, bis durch dieselbe der Inhalt zerstückelt wird, so sehen wir nach Beendigung des Theilungsprocesses den Inhalt der Mutterzelle in drei in der Richtung der Längsaxe übereinander gestellte Tochterzellen zerfallen. — Zu dieser Zeit ist auch die Hülle, der sich theilenden Zelle so sehr erweitert, dass die drei sonst an den Theilungsebenen sich noch unmittelbar berührenden Zellen frei in ihr liegen (Taf. III. Fig. 7 h.).

Von den drei Tochterzellen ist nun die obere und die untere in der Regel keiner weiteren Theilung unterworfen, während die mittlere noch auf zwei Stücke zerfällt. — Die an dem mittleren Stücke sich vollziehende Theilung geschieht aber nun in einer mit dem Längsdurchmesser der Zelle parallelen, also auf den vorhergehenden Theilungsrichtungen senkrecht stehenden Ebene, so dass also nach Beendigung dieser Theilungsvorgänge die entstandenen 4 Tochterzellen so gelagert sind, dass zweie von ihnen in der Mitte der Zelle neben einander, die dritte und vierte aber je an einem Ende derselben Platz nehmen (Taf. III. Fig. 8. 9.). Der ganze Theilungsprocess währt nur sehr kurz, denn in 3—4 Minuten ist er vollendet.

Indem nun die Tochterzellen immer mehr auseinandergehen, sich ein wenig contrahirend eine ovale Gestalt annehmen, und hierbei an ihrem schmälern Ende die glänzende Mundstelle mit dem Haarkranze auftritt, so sehen wir eine jede derselben unmittelbar nach ihrer Entstehung zu einem Schwärmer sich gestalten,

welche nun in der mittlerweile stark erweiterten und sie bis jetzt gemeinsam einschliessenden Hülle, gleichsam die Oeffnung zu ihrer Befreiung suchend, sich nach allen Seiten hin herum drehen und schwärmen (Taf. III. Fig. 10.).

Da mit der Erweiterung zugleich auch die Erweichung der Hülle immer mehr fortschreitet, so erreicht letzterer Vorgang endlich einen so hohen Grad, dass die Hülle an der einen oder anderen Stelle zerfliesst, und nun die Schwärmer durch die auf diese Weise entstandene Oeffnung davon eilen. — Der Grösse und auch der Art der Bewegung nach verhalten sich diese Schwärmer vollkommen, wie die gewöhnlichen geschlechtslosen Zoosporen dieser Art; sie sind aber von den letzten leicht durch ihre rothe Färbung zu unterscheiden. — Ihre Bewegung dauert  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  Stunde; in Ruhe kommend keimen sie unmittelbar, und entwickeln sich ohne Ausnahme zu Geschlechtslosen Individuen.

Noch während des Schwärmens ist die Vermehrung des grünen Farbstoffes zu beobachten, doch geht das Ergrünen im Allgemeinen nur langsam vor sich, denn oft sind schon ziemlich entwickelte einzellige Pflänzchen zu finden, die in ihrem Inhalte noch rothe Farbstoffkörner enthalten (Taf. III. Fig. 19.). Der Vollständigkeit wegen sei hier noch jener — übrigens auch schon von Cleve beobachtete — wohl nur selten vorkommende Fall erwähnt, wo aus dem Inhalte der Mutterzelle statt 4 nur 3 Schwärmer entstehen, und zwar auf die Weise, dass sich derselbe zuerst in der Richtung einer die Längsachse der Zelle rechtwinklig schneidenden Ebene in zwei ungleiche Theile theilt, von denen der Theilungsprocess nur an den kleinern sich einmal wiederholt (Taf. III. Fig. 11.). Bei dem Schwärmen ist es dann ein recht komischer Anblick, wie der grosse Schwärmer sich schwerfällig und ungeschickt neben und nach den kleinen flinken und lebhaften Schwärmern herum kugelt. — Ob auch diese grossen Schwärmer keimen können, konnte ich nicht entscheiden.

Ich habe nur noch einiger während des Entwicklungsvorganges der befruchteten Eizelle nicht selten vorkommenden abnormalen Erscheinungen zu gedenken, um dann die Resultate dieser Untersuchungen kurz zusammengefasst darzulegen.

An erster Stelle sei hier nun jenes schon oben erwähnte Verhalten der Eizelle angeführt, wo der Inhalt derselben noch innerhalb der Wandung in 4 Theile zerfällt. — Das Austreten der auf diese Weise gebildeten Schwärmer habe ich kein einziges Mal



beobachten können, und wenn ich auch überzeugt bin, dass das Herausschlüpfen der Schwärmer auch auf diese Weise erfolgen kann, so muss ich doch sowohl die Viertheilung des Inhaltes innerhalb der Eizellenwand, wie auch die mit diesem Vorgange zusammenhängende und soeben erwähnte Austrittsweise für abnormal betrachten. — Denn abgesehen von den vorhin oben mitgetheilten Thatsachen dient zum Beweise der Richtigkeit meiner Behauptung der Umstand, dass es mir mehrmals gelungen ist, Oogonien zu finden, in welchen die Wand der Eizelle schon geborsten war, und doch waren die durch die Theilung der Eizelle entstandenen Tochterzellen bald alle (Taf. III. Fig. 12.) in derselben verblieben, bald aber sind sie nur theilweise ausgetreten, so dass eine (Taf. III. Fig. 15.) oder zweie (Taf. III. Fig. 14. a. b.) oder auch dreie (Taf. III. Fig. 13.) derselben in der geöffneten Wand der Eizelle enthalten waren.

Dieses zeigt nun, dass, da durch diesen Vorgang das Auschlüpfen der Schwärmer aus der Eizelle sehr erschwert wird, derselbe nicht vortheilhaft ist, dass er also als eine mit dem Nütlichkeitsprincipe nicht übereinstimmende Erscheinung, nicht die typische Einrichtung sein kann.

Die aus der geöffneten Eizelle nicht ausgetretenen Schwärmer schrumpfen meistens zusammen und gehen zu Grunde, doch kommt es manchmal vor, dass der eine oder der andere von ihnen ergrünt und zu keimen beginnt (Taf. III. Fig. 15.).

Ich will hier noch zwei abnorme Erscheinungen anführen als solche, die mir geeignet erscheinen, zwei Angaben Pringsheim's zu erklären.

Pringsheim sagt (Jahrb. f. wiss. Bot. I. p. 57) er habe an einigen Oogonien eines — durch ihn cultivirten — aber aus lauter weiblichen Individuen bestehenden Oedogonium die merkwürdige Erscheinung beobachtet, dass der Inhalt derselben ohne befruchtet zu sein sich zu einer neuen Zelle gestaltete und dann zu einem dicken starken Faden entwickelte.

Dieselbe Erscheinung habe ich bei der hier besprochenen Pflanze ebenfalls, und zwar sowohl an befruchteten, wie an unbefruchteten Oogonien beobachtet.

Der erste Fall tritt ein, wenn der Inhalt der Eizelle dem Typischen Vorgang entsprechend mit seiner ganzen Masse auszutreten beginnt, aber entweder durch das geringe Aufquellen der Eizellenwand, oder aus irgend einem anderen bis jetzt unbekannt

gebliebenen Grund sein Austreten nur theilweise vollziehen kann. — In diesem Falle ergrünt nun die ganze Inhaltsmasse und indem sie sich an ihren ausgetretenen Theile theilt, entwickelt sie sich zu einem ziemlich starken Faden.

Dass der unbefruchtete Inhalt des Oogoniums ebenfalls im Stande ist, ausnahmsweise sich zu einem Faden zu entwickeln, folgere ich aus dem Umstande, dass ich einige ungeöffnete, also unbefruchtete Oogonien gefunden habe, deren Inhalt mit einer eigenen gut entwickelten Zellwand bekleidet war.

Die zweite von Pringsheim beobachtete Thatsache ist, dass er mehrmals kleine nur aus 2—5 Zellen bestehende Keimpflänzchen gefunden hat, welche abweichend von den gewöhnlichen, aus ungeschlechtlichen Schwärmern entstandenen Pflänzchen, eine sehr breite und ungelappte Basalzelle gehabt haben, also unmöglich aus gewöhnlichen Zoosporen hervorgehen konnten.

Ich glaube nun diese auch von mir beobachtete Thatsache aus Folgendem erklären zu können.

Es kommt nämlich manchmal vor, dass nachdem der Inhalt der befruchteten Eizelle sich in vier oder sechs Tochterzellen getheilt hat, diese Tochterzellen ohne die Eizellenwand durchgebrochen zu haben ergrünen; und ist das Ergrünen schon so weit fortgeschritten, dass von dem rothen Farbstoffe nur noch einige Körnchen wahrnehmbar sind, so fangen die einzelnen in der Eizelle noch eingeschlossenen Zellen zu keimen an, durchbrechen die Wandung derselben (Taf. III. 16. 17.) und entwickeln junge Oedogonium-Fäden, die wegen ihrer breiten und ungelappten Basalzelle, denjenigen von Pringsheim abgebildeten Pflänzchen (l. c. I. Fig. 20. 21.) vollkommen ähnlich sehen. — Wohl habe ich bei solchen Eizellen, bis jetzt nur aus der obersten Tochterzelle einen aus 2—7 Zellen bestehenden Faden entwickeln (Taf. III. Fig. 16.) gesehen, es ist aber kein Grund vorhanden, welcher der Annahme entgegengestellt werden könnte, dass auch die übrigen Inhalts-Portionen der Keimung fähig sind, und es ist auch nicht unmöglich, dass im Falle dieser Process an allen Tochterzellen zu gleicher Zeit eintritt, diese keimenden Zellen, die sie umschliessende Wand der Eizelle durchbrechen, oder durchreissen, und sich so befreien können.

Ueerblicken wir die hier mitgetheilten Thatsachen, so lässt sich das Resultat dieser Untersuchungen in Folgendem zusammenfassen.

Wie aus dem Gesagten zur Genüge hervorgeht, bildet unsere Pflanze durch ihre Entwicklungsweise nicht nur eine neue Entwicklungsform, sondern auch eine neue Art der Oedogonien, welche, da ihre Oogonien sich durch einen Querriss mit einem Deckel öffnen, in dieser Gruppe zur *Oed. rostellatum*, Prings. *Oed. ciliatum*, Prings. und *Oedog. compressum* Rabenhorst. gestellt werden muss; von allen diesen lässt sie sich aber leicht durch die Art der Vertheilung des Geschlechtes unterscheiden, denn während *Oed. ciliatum* gynandrosporisch, die beiden andern aber rein monöcisch sind, ist die hier besprochene Pflanze diöcisch. Da aber die männlichen Individuen unserer Pflanze die Eigenschaft besitzen sich zu einzelligen Zwergmännchen entwickelnde Androsporen zu erzeugen, so wird dieselbe hierdurch auch von allen übrigen diöcischen Oedogonium-Arten scharf getrennt. Um dieser Eigenschaft, wodurch eben diese Pflanze am schärfsten characterisirt wird, Ausdruck zu geben, habe ich diese Art mit dem Namen *Oedogonium diplandrum* bezeichnet.

Die Vertheilung des Geschlechtes und das Verhalten der Männchen lässt den Entwicklungsgang dieser Art, als eine dem der gynandrosporischen Arten parallele erscheinen, da beide durch den gemeinsamen Character zusammen gehalten werden, dass sie zur Ausübung der Zeugung vermittelnde Individuen die sogenannten Zwergmännchen erzeugen. — Aus der Thatsache der Doppelmännigkeit lässt sich aber nun auch erkennen, dass die Gynandrosporischen Oedogonien keinen Uebergang zu den diöcischen Arten bilden, sondern jene eigenthümliche Form der Einhäusigkeit darstellen, bei welcher die Befruchtung durch Vermittelung ausgeübt wird, denn offenbar wäre es auf Grund der Kenntniss der Androsporen erzeugenden diöcischen Form ebenso berechtigt von dieser Seite her den Uebergang zu den Gynandrosporischen Arten anzunehmen, wie umgekehrt.

Doch durch nichts werden nunmehr diese Annahmen gefordert und es finden beide Entwicklungsformen ihre vollkommen hinreichende Erklärung, indem man sie von dem Standpunkte des Gesetzes der Nützlichkeit und der Anpassung betrachtet. Thut man dies, so erscheint die Bildung von Androsporen, als eine merkwürdige Anpassungs-Erscheinung, welche theils als Mittel zur Vermeidung der Selbstbefruchtung theils aber zur grösseren Sicherung und Begünstigung der Vereinigung der beiden Zeugungselemente benützt wird. — In ersterer Richtung dient sie den Gynandro-

sporischen Oedogonien Formen, während sie in letzterer Hinsicht sowohl bei diesen als auch bei der oben behandelten diplandrischen Art ihre Anwendung findet. — Dass diese Auffassung eine richtige ist dafür spricht der Umstand, dass nur von diesem Standpunkte betrachtet, die höchst merkwürdige Erscheinung erklärlich ist, warum bei beiden Formen die Zwergmännchen ausnahmslos an oder in unmittelbarer Nachbarschaft der Oogonien ihren Sitz nehmen, nur auf diesem Wege können sowohl die für die Arten charakteristische Befestigungsart der Zwergmännchen, als ihr Bau und das Verhalten der Samenkörper während und nach ihrem Austreten, eine befriedigende Erklärung finden, und nur so ist auch ferner die nicht minder merkwürdige und auffallende Erscheinung begreiflich, dass bei der oben beschriebenen diplandrischen Art, die Samenkörper die Fähigkeit, eine laufende Bewegung während ihres Schwärmens auszuführen, verloren haben; sie werden dieser Fähigkeit verlustig, weil diese Art der Locomotion, welche hauptsächlich dazu berufen ist, die männlichen Zeugungselemente den Oogonien nahe zu bringen, hier noch durch die Androsporen ausgeführt wird.

Betrachtet man das Verhalten des weiblichen Geschlechtsorganes, so findet man bei ihm in Vergleich zu den übrigen Arten dieser Gattung auffallend abweichende Erscheinungen, insbesondere unmittelbar vor und während des Zeugungsactes. — Während bei den übrigen Arten nach den Angaben Pringsheims das vor dem Aufgehen des Oogoniums an einer Stelle angesammelte Protoplasma nach theilweiser Entleerung und nach der Bildung des Befruchtungsschlauches sich zurückziehend als eine helle ungefärbte Masse ober den Chlorophyllhaltigen Inhaltstheil der Befruchtungskugel als vorgebildeter „Keimfleck“ an der der Oeffnung des Oogoniums zugekehrten Seite Platz nimmt, und sich erst nach vollzogener Befruchtung mit der übrigen Masse der Befruchtungskugel vermischt, sehen wir bei der hier geschilderten Pflanze das vor dem Oeffnen des Oogoniums angesammelte Plasma, als eine Art „Kanalzelle“ einfach zur Bildung des Befruchtungsschlauches verwenden, nach welchem Prozesse es sich mit dem übrigen Theil der Befruchtungskugel rasch wieder vermischt. — Erfolgt nun die Befruchtung, so sehen wir den Keimfleck in dem Momente auftreten, in welchem die Befruchtungskugel mit dem Samenkörper in Berührung kommt.

Vergleicht man die beiden Vorgänge an den Eizellen der Oedogonien, während des Befruchtungsaktes mit einander, so

wirft sich die Frage von selbst auf, welches Verhalten das normale sei oder ob beide als solche betrachtet werden können?

Die einseitige Entscheidung dieser Frage, mit einer jeden Zweifel ausschliessenden Gewissheit ist meiner unmaassgeblichen Meinung nach, auf Grund der bis jetzt vorliegenden Beobachtungen kaum möglich. — Denn wie einerseits in allen drei Fällen, in welchen ich bei *Oedogonium diplandrum* den Befruchtungsakt gesehen habe, derselbe ausnahmslos unter denselben oben mitgetheilten Erscheinungen vor sich ging, ich diesen Vorgang also als einen normalen auffassen muss, so ist es doch unstreitig wahr, dass dadurch die Möglichkeit der Vereinigung der Zeugungselemente unmittelbar nach Bildung des Befruchtungsschlauches also noch vor der Vermischung der Inhaltstheile auch bei dieser Pflanze nicht ausgeschlossen ist. Andererseits fehlt uns zur Zeit auch von den übrigen Arten dieser Gattung die Kenntniss solcher Thatsachen, durch welche die Vereinigung des Samenkörpers mit der Eizelle nach der Vermischung der Inhalts-Portionen derselben, und die Bildung des Keimfleckes nach der oben geschilderten Weise als eine Unmöglichkeit bezeichnet werden müsste.

Ohne der Entscheidung dieser Frage, — deren endgiltige Lösung nur auf Grund möglichst zahlreicher und auf alle oder wenigstens auf die meisten Arten der Gattung ausgedehnter Beobachtungen möglich ist — vorgreifen zu wollen, glaube ich hier an dieser Stelle dennoch einiger Umstände gedenken zu müssen, welche bei der Betrachtung dieser Verhältnisse kaum ausser Acht gelassen werden dürfen. So die Bedeutung des Befruchtungsschlauches. — Offenbar können wir den Werth dieses Gebildes nur so mit Bestimmtheit feststellen, wenn wir das Vorhandensein und den Bau desselben mit den Erscheinungen des Befruchtungsaktes in Beziehung bringen können.

Man weiss, dass der Befruchtungsschlauch fast immer die Form eines Kegelstutzes hat, welcher mit seinem breiten Grunde der Eizelle aufsitzt; mit dem oberen Ende aber bis zum Rande der Oogonium-Wand — oder auch darüber hinausreicht. — Wie die Richtung, nach welcher die Längsachse dieses Gebildes orientirt erscheint, bei den verschiedenen Arten der Gattung eine verschiedene ist, eben so finden wir eine dem entsprechende Verschiedenheit in der Stellung des Loches, welches sich an dem freien Endtheile des Befruchtungsschlauches vorfindet. — Trotz dieser Verschiedenheit der Lage der Oeffnungen der verschiedenen Befruchtungsschläuche stimmen sie doch darin immer

überein, dass sie entweder so gestellt sind, dass die Linie, welche senkrecht auf die Ebene der Oeffnung und durch den Mittelpunkt derselben gehend gedacht wird, in der Verlängerung gegen die Eizelle zu, immer den Mittelpunkt jenes Flächentheiles der Eizelle trifft, welche, umgeben von dem basalen Theile des Befruchtungsschlauches gegen die Oeffnung der letzteren zugekehrt ist, oder doch so, dass die Oeffnung des Befruchtungsschlauches über den centralen Theil, der zu ihr gekehrten Fläche der Eizelle zu stehen kommt, beide also in ihrer Lage zusammen fallen.

Da nun die Weite der Oeffnung des Befruchtungsschlauches bei den meisten Oedogonium-Arten den Querdurchmesser der Spermatozoen nur wenig übertrifft, ja bei der oben geschilderten Art sogar hinter derselben zurückbleibt, so ist es klar, dass durch die Stellung der Oeffnung des Befruchtungsschlauches die Bewegung des zur Eizelle eintretenden Samenkörpers immer so geleitet wird, dass derselbe unfehlbar auf den centralen Theil der zur geöffneten Seite des Oogoniums hingewendeten Fläche der Eizelle treffen muss. — In dieser Einrichtung ist aber auch das klar ausgesprochen, dass die Stelle, an welcher die Vereinigung der Zeugungselemente vor sich gehen soll, weder für das eine noch für das andere derselben gleichgiltig sein kann. — Von diesem Standpunkte aus betrachtet, erscheint die Nothwendigkeit der Bildung des Befruchtungsschlauches umsomehr begründet, je enger umgeschrieben die Stelle an der Befruchtungskugel ist, welche zur Aufnahme des Samenkörpers dient. — Daraus folgt aber auch, dass, je ausgebreiteter die zur Aufnahme des männlichen Zeugungselementes geeignete Fläche der Befruchtungskugel ist, in dem Maasse die Bedeutung des Vorhandenseins des Befruchtungsschlauches nothwendiger Weise verschwinden muss; denn es ist klar, dass z. B. bei einem Oogonium, welches durch einen beinahe oder ganz umlaufenden Querriss sich geöffnet hat, und dabei eine Eizelle besitzt, dessen ganze der Oeffnung zugekehrte Fläche von dem Keimfleck eingenommen wird; der Samenkörper diesen immer finden und treffen muss ohne besonders hingeleitet zu sein, komme er sonst von welcher immer Seite des Oogoniums her, nichts steht seiner Vereinigung mit der Befruchtungskugel hinderlich oder benachtheiligend entgegen.

Mit der hier angedeuteten Bedeutung des Befruchtungsschlauches stimmen übrigens noch Thatsachen überein, die ich hier nicht unerwähnt lassen kann.

So die auffallende Thatsache, dass bei Oedogonien, deren Oogonien sich mit einem seitlichen runden und meistens kleinen Loche öffnen, das Vorhandensein des Befruchtungsschlauches bis jetzt nicht nachgewiesen werden konnte. — So ferner die nicht minder auffallende Erscheinung, dass bei *Oedogonium diplandrum*, wo das Vorhandensein eines vorgebildeten Keimfleckes nicht einmal angedeutet werden kann, und derselbe erst zu Stande kommt, nachdem der Samenkörper mit der Eizelle in Berührung kam: die Grösse des Spermatozoons die Weite der Oeffnung des Befruchtungsschlauches so sehr übertrifft, dass seine Masse durch dieselbe nicht frei durchschlüpfen, sondern nur langsam und nur durch Anpassung seiner Gestalt und Grösse sich hindurchdrängen kann, wodurch also gleichsam zur vollständigen Entwicklung des Keimfleckes Zeit gelassen, und der Samenkörper bis zum geeigneten Zeitpunkte der Vereinigung zurückgehalten wird. — Endlich stimmt damit auch noch die Thatsache überein, dass nach den Beobachtungen Pringsheims (l. c. pag. 51. Taf. IV. Fig. 7.) bei den von ihm untersuchten und einen Befruchtungsschlauch besitzenden Oedogonien der Samenkörper einen Augenblick, nachdem er zur Befruchtungskugel gelangt ist, dort im Inneren des Befruchtungsschlauches in seiner unveränderten Gestalt mit der Spitze an dem Umfange der Befruchtungskugel hin und her tastet, seine Vereinigung und Vermischung aber mit der Eizelle, — wie Pringsheims Zeichnungen zeigen — dennoch nur an dem centralen Theile des angesammelten Plasmas erfolgt.

Nach alledem liegt nun auch der Gedanke sehr nahe, auch bei jenen Oedogonien, bei welchen nach Bildung des Befruchtungsschlauches an der der Oeffnung der letzteren zugekehrten Seite der Eizelle das sich zurückgezogene Plasma, als eine farblose Masse ansammelt, diese nicht in ihrer ganzen Menge und Ausdehnung für den Keimfleck zu nehmen, sondern nur den centralen Theil derselben als solchen zu betrachten.

Auf Grund dieser Betrachtung und bei Vergleichung des Verhaltens beider Zeugungselemente im Augenblicke des Zeugungsactes bei den verschiedenen Oedogonien scheint es uns nun nicht unmöglich, die oben hervorgehobene Verschiedenheit des Verhaltens der Eizellen auszugleichen, und beide Vorgänge mit einander in Einklang zu bringen.

Wenn man bedenkt, wie es denn kommt, dass der auf den ausgebreiteten plasmatischen farblosen Inhaltstheil der Eizelle ge-



langte Samenkörper sich doch nicht sofort mit der Masse desselben vermischt, sondern früher noch — wenn auch nur durch eine sehr kurze Zeit — an der Oberfläche der Befruchtungskugel verweilt: so scheint dieses Verhalten des Spermatozoons mit der durch die enge Oeffnung des Befruchtungsschlauches bewirkten Verzögerung des Eintretens des Samenkörpers bei *Oedogonium diplandrum* zusammen zu fallen. — Wie nun aber einerseits bei dieser Pflanze der Samenkörper nachweislich und sichtbar zu Gunsten der Bildung des Keimfleckes in seinem Vordringen zur Eizelle zurückgehalten wird: so erscheint anderseits die Annahme für die übrigen Oedogonien nicht ganz unberechtigt, dass bei ihnen das herumtastende Verweilen des Samenkörpers auf der Oberfläche der Befruchtungskugel so lange fort dauert, bis die angesammelte plasmatische Masse an einer Stelle eine solche Veränderung erleidet, welche sie zur Aufnahme des Samenkörpers geeignet macht.

Wenn nun dieser Gedankengang ein richtiger ist, so ist es auch ersichtlich, dass da die Vermischung der beiden Zeugungselemente an dem centralen Theile der nach der Oeffnung des Befruchtungsschlauches schauenden Fläche der Befruchtungskugel erfolgt, auch jene Veränderung in dem Plasma, welche die Aufnahme des Samenkörpers ermöglicht, an derselben Stelle stattfinden muss. Nach dem Gesagten ist es aber auch klar, dass jener veränderten Stelle, seiner Lage und seiner Verrichtung nach — wenn man die Erscheinungen von dieser Seite her betrachtet — kaum eine andere Bedeutung als die des Keim- oder Empfängnissfleckes zugeschrieben werden kann.

Allerdings verbleibt der Unterschied unter den Befruchtungskugeln, dass bei den einen die nach der Bildung des Befruchtungsschlauches sich zurückziehende Plasmatische Masse sofort, bei den andern dieselbe erst nach der Vereinigung mit dem Samenkörper sich mit dem übrigen Inhalte vollständig vermischt. — Bei der Annahme der Richtigkeit der oben kurz auseinandergelegten Anschauung aber erscheint die Bedeutung dieses Unterschiedes im Verhalten der Eizellen als eine untergeordnete, und als eine solche, welche theils in der Menge des zur Bildung des Befruchtungsschlauches ausgeschiedenen und verwendeten Plasmas, theils aber auch in dem raschen oder sehr langsamen Vorgang der Wiedervereinigung seine Erklärung finden könnte.

Da nun durch *Oedogonium diplandrum* das erste Beispiel der Bildung des Empfängniss-Fleckes in dem Momente des Befruchtungs-

*C. Laure Koch.*



actes geliefert ist, so ist es nun noch mit grösserer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass jene Eizellen, bei welchen der vorgebildete Keimfleck bis jetzt nicht aufgefunden oder nachgewiesen ist, sich in Bezug der Bildung desselben der erwähnten Pflanze entsprechend verhalten werden.

Was das Verhalten der befruchteten Eizelle nach dem Verlaufe der Ruhezeit anbelangt, so sind bei Oedogonium nur zwei Momente des Entwicklungsganges, in welchen diese Gattung sich von Bulbochaete abweichend verhält — nämlich in der Dauer der Ruhezeit der Schwärmsporen bildenden, aus der Eizellenwand ausgetretenen Mutterzelle, und in der Theilungsweise derselben.

Während bei Bulbochaete der ausgeschlüpfte Inhalt der befruchteten Eizelle mehrere Stunden hindurch unverändert in Ruhe verbleibt, beginnt die Zerstückelung des Inhaltes bei Oedogonien schon nach Verlauf  $\frac{1}{2}$ —1 Minute nach dem Austreten desselben.

Bei der Bildung der Schwärmsporen finden wir ebenfalls ein abweichendes Verhalten; denn während bei Bulbochaete der Inhalt der Mutterzelle zur Anlegung der Schwärmer sich in drei miteinander parallel laufenden die Längsachse der sich theilenden Zelle senkrecht schneidenden Ebene theilt, wird die Zerstückelung bei Oedogonium so vollzogen, dass nach den zwei ersten miteinander und mit dem Querdurchmesser parallel laufenden Theilungen eine dritte Theilung am mittleren Inhaltsstücke erfolgt, deren Richtung die zwei vorigen Theilungsebenen senkrecht schneidet also auch mit dem Längsdurchmesser der Zelle parallel läuft.

Aus den eben mitgetheilten Thatsachen ist es auch zu ersehen, dass sowohl die Viertheilung der Eizelle noch innerhalb ihrer Wandung, als auch jener von Cleve angegebene Vorgang, nach welcher die aus der Eizelle entstandenen Schwärmer secundäre Schwärmer bilden, als abnormale Vorgänge aufzufassen sind.

## Erklärung der Figuren.

### Tafel I.

Die Figuren 5 und 15 sind bei 100- die übrigen Figuren aber alle bei 456maliger Vergrösserung gezeichnet.

Fig. 1. Stück eines Weibchens mit zwei in Entwicklung begriffenen Oogonien.

Fig. 2. Stück eines Männchens, mit hohen und niedrigen Antheridienzellen, an dem unteren Ende des Fadens ist der Chlorophyll schon verschwunden, dagegen hat sich der Inhalt blass orangefarb gefärbt.

Fig. 3. Stück eines geschlechtslosen Individuums, mit einer eben austretenden Zoospore.

Fig. 4. a. Zoospore während des Schwärmens, b. ein einzelliges, c. ein zweizelliges junges Keimpflänzchen.

Fig. 5. Zwei junge Pflanzen, von denen die Gliederung des Fadens klar zu sehen ist. a ist ein Weibchen; von b war zu dieser Zeit noch nicht zu bestimmen, ob es sich zum Männchen oder zu einer geschlechtslosen Pflanze entwickeln wird.

Fig. 6. 7. 8. Vollkommen entwickelte Oogonien. 6. unmittelbar vor der Geschlechtsreife, 7 und 8 sind geschlechtsreif und befinden sich unmittelbar vor der Oeffnung ihrer Wandung und der Bildung des Befruchtungsschlauches.

Fig. 9. 10. Geöffnete Oogonien. Austritt eines Theiles des angesammelten Plasmas und Bildung des Befruchtungsschlauches m. m. m. Zwergmännchen.

Fig. 11. 12. Das Austreten der Androsporen, in Fig. 11 aus einer niedrigen, in Fig. 12 aus einer hohen Antheridienzelle; man sieht bei a. b. c. d. das Ausschlüpfen des Inhaltes in den aufeinanderfolgenden Momenten des Austretens.

Fig. 13. Androsporen während des Schwärmens.

Fig. 14. Ein Oogonium mit befruchteter und rothgewordener Eizelle. S ein Samenkörper, welcher durch die Oeffnung des Oogoniums seine Mundstelle hineinstreckte, da er aber keine weiche plasmatische Masse vorfand, welche ihn festgehalten hätte, zog er sich zurück und setzte sein Schwärmen fort.

Fig. 15. Ein Oogonium von Zwergmännchen m. m. umgeben (ein grosser Theil der auf diesem Oogonium sitzenden Zwergmännchen wurde bei der Zeichnung weglassen).

## Tafel II.

Fig. 16 ist bei 250-, die übrigen Figuren alle bei 456maliger Vergr. gezeichnet.

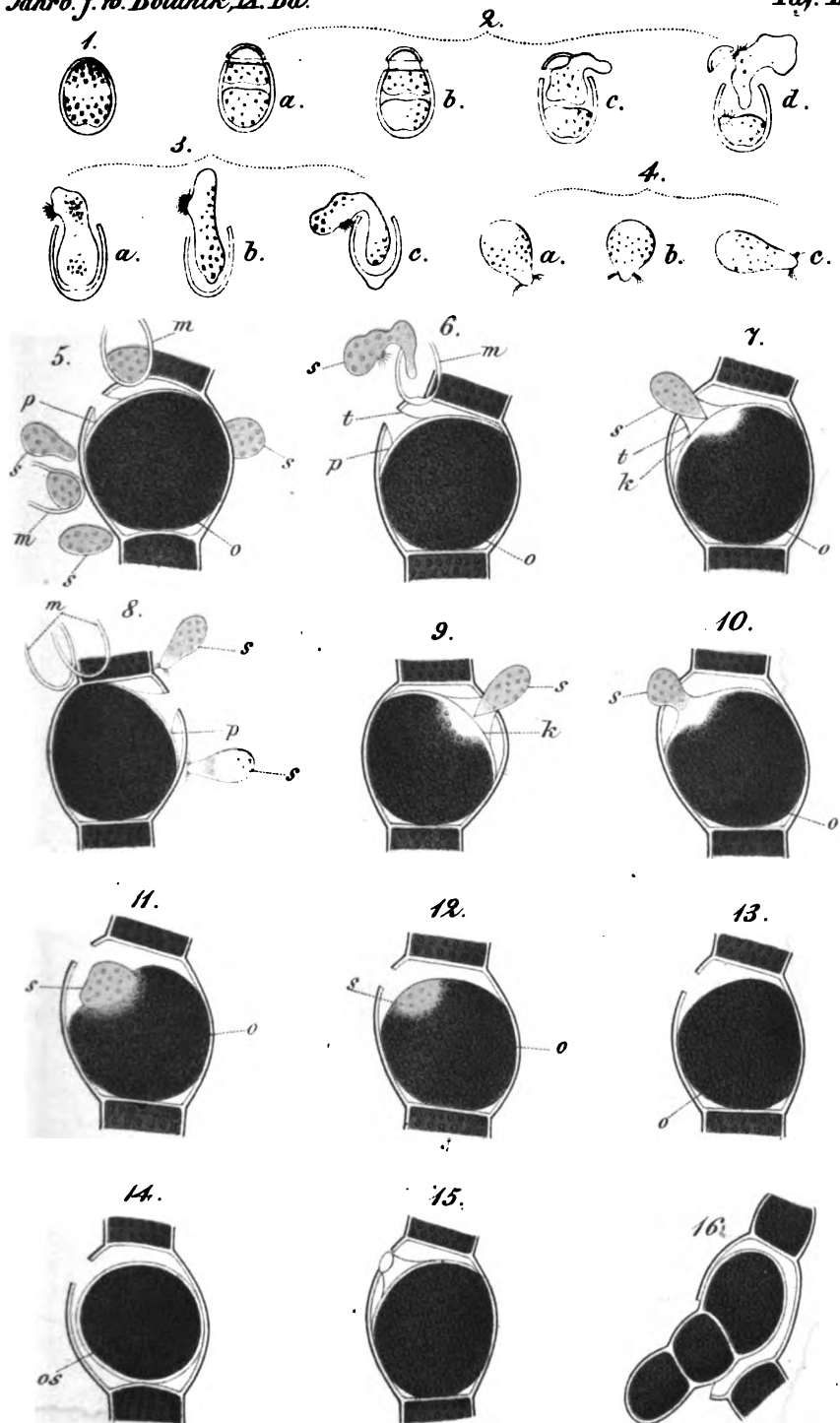
Fig. 1. Ein Zwergmännchen während der Bildung der Samenkörper, bei v ist der farblose Plasmastreifen zu sehen, welcher die Theilungsebene anzeigt.

Fig. 2. 3. Zwergmännchen während des Austretens der Samenkörper. Fig. 2 a. b. c. d. stellt die verschiedenen Momente des Ausschlüpfens des oberen Samenkörpers dar, während in Fig. 3 a. b. c. das Austreten des unteren Samenkörpers abgebildet ist.

Fig. 4. Freigewordene Samenkörper während ihres Schwärmens.

Fig. 5 und 8. 15. Geöffnete Oogonien unmittelbar vor dem Vorgange der Befruchtung mit zur Aufnahme des Samenkörpers fertigen Befruchtungskugeln; an der der Oeffnung des Befruchtungsschlauches zugekehrten Seite derselben ist der schmale Hautschichtähnliche Plasmastreifen zu sehen. M, m, m. offene Zwergmännchen in Fig. 5 sind in beiden Zwergmännchen die unteren Samenkörper noch enthalten, während dieselben in Fig. 8 beide schon leer sind. S, s, s. freie Samenkörper, welche in einer zuckend-zitternden Bewegung begriffen sind und die Oeffnung des Befruchtungsschlauches suchen. In Fig. 15 ist die Oeffnung des Befruchtungsschlauches zu sehen.

Fig. 6. 7. 10—14. Befruchtungs-Vorgang an den in Fig. 5 abgebildeten Oogonium. Fig. 6. Ausschlüpfen des unteren Samenkörpers mit nach unten gerichteter Mundstelle, nach dem Austreten kam er in dieselbe Lage, in welcher in Fig. 8 der über der Oeffnung des Befruchtungsschlauches befindliche Samenkörper abgebildet ist. Nach zwei drei Zuckungen fand er die Oeffnung des Befruchtungsschlauches. Fig. 7 zeigt wie derselbe die Mundstelle vorschiebend eintritt, mit der Befruchtungskugel in Berührung kommt und an der letzteren, in diesem Momente an der Berührungsstelle der helle grosse Keimfleck (k) plötzlich erscheint. In



*L. Jurdnyi ad nat. del.*

*C. Iane lith.*









Fig. 10 ist der Samenkörper zum grossen Theile schon innerhalb des Oogoniums, es zeigt sich auch schon der Beginn der Vereinigung der Zeugungselemente; in Fig. 11 ist der Samenkörper schon ganz im Befruchtungsschlauche, er sitzt und ist ausgebreitet auf dem Keimfleck wo auch seine Verschmelzung nur langsam fortschreitet bis er sich mit seiner ganzen Masse in die der Befruchtungskugel vertieft (Fig. 12) und nun mehr nur durch seine abweichende Färbung kenntlich ist. Indem nun die Vermischung der beiden Zeugungselemente fortschreitet, verschwindet langsam auch die letzte Spur des Samenkörpers (Fig. 13) und in kurzer Zeit darauf erscheint die Eizelle schon mit einer vollständig ausgebildeten Membran umhüllt (Fig. 14).

Fig. 9 ist das in Fig. 8 abgebildete Oogonium in dem Momente, in welchen der oberhalb der Oeffnung des Befruchtungsschlauches gewesene Samenkörper mit der Befruchtungskugel in Berührung kam, und an letzterer der Keimfleck aufgetreten ist.

Fig. 16. Ein Oogonium, dessen Inhalt sich zu einem Faden entwickelt hat.

### Tafel III.

Alle Figuren bei 456maliger Vergrösserung gezeichnet.

Fig. 1—4. Ausschlüpfen des Inhaltes der befruchteten Eizelle nach dem Verlaufe der Ruhezeit.

Fig. 5. a die ausgetretene nackte Zelle, an einzelnen Stellen erscheint bereits das Chlorophyll, (b. das entleerte Oogonium).

Fig. 6. Der ausgetretene Inhalt der Eizelle in dem Momente, wo auf seiner Oberfläche die zarte Zellstoffhülle auftritt, und seine Zerstückelung anfängt. Die Einschnürung geschieht in zwei mit einander parallel laufenden und die Längsachse der Zelle rechtwinklig schneidenden Ebenen, wodurch der Inhalt derselben in drei übereinandergelegene Theile a, b, c. zerfällt.

Fig. 7. Wie vorige, aber die Einschnürung ist weiter fortgeschritten und die Hülle (h) hat sich erweitert.

Fig. 8. 9. Zerstückelung der mittleren Inhaltsparthie der sich theilenden Zelle.

Fig. 10. Die fertigen Schwärmer in der erweiterten Hülle schwärmend. 10 b freigewordener Schwärmer.

Fig. 11. a, b. der Inhalt hat sich nur in drei Parthien getheilt. 12 b. die ungetheilt gebliebene Parthie desselben als grosser Schwärmer.

Fig. 12—15. Oogonien, in welchen der Inhalt der Eizelle noch vor ihrem Austreten in 4 Theile getheilt war, bei Fig. 12 sind alle 4 Inhaltstheile in der Höhlung der geöffneten Oospore verblieben und zusammengeschumpft, in Fig. 13 ist einer, in 14 a und b sind zwei und in Fig. 15 drei Inhaltstheile ausgetreten und haben Zoosporen gebildet, in Fig. 15 ist der zurückgebliebene Inhaltstheil ergrünt und hat gekeimt.

Fig. 16. Der Inhalt der Eizelle theilte sich in 4 Parthien, alle viere ergrünt beinahe vollständig, der oberste Inhaltstheil trieb einen Schlauch, womit die Bildung eines neuen Fadens begonnen war.

Fig. 17. Der Inhalt der Eizelle hat sich in sechs Theile getheilt; alle sind beinahe vollständig ergrünt.

Fig. 18. Ein Schwärmer in Ruhe gekommen; im Anfange der Keimung.

Fig. 19. Junge Keimpfänzchen, in dessen Inhalte noch zerstreute rothe Farbkörperchen zu sehen sind.

# Untersuchungen über die Diffusion der atmosphärischen Gase und die Gasausscheidung unter verschiedenen Beleuchtungsbedingungen.

(Beschluss.)

Von Dr. N. J. C. Müller.

Priv. Doc. der Botanik in Heidelberg.

---

Wenn wir eine lebende Wasserpflanze Gasblasen ausscheiden sehen, so wissen wir, dass mehrere Ursachen diese Erscheinung hervorrufen können. Es kann eine Temperaturdifferenz, es kann eine chemische Differenz und endlich eine Wirkung des Lichtes sein, und zwar kann jede einzelne dieser Ursachen auf eine längere Zeit die Entbindung der Gasblasen bewirken. Man glaubte, dass der Diffusionsstrom, welcher durch das Entweichen von Gasblasen an der Wasserpflanze kenntlich ist, allein abhängig sei vom Licht und schloss einerseits, dass aus der Quantität und Qualität des entbundenen Gases auf die Intensität der Lichtwirkung zurückgeschlossen werden könnte. Andererseits glaubte man, dass wenn Wasserpflanzen nach vorhergegangener Insolation noch im Dunkeln längere Zeit Gasblasen entlassen, dass dann ein Theil der chemischen Spannkraft des Lichtes gewissermaassen aufgespeichert sei, welcher nachträglich noch verbraucht werden könne um Sauerstoff aus der  $\text{CO}_2$  herauszulösen.

Die Irrigkeit beider Folgerungen ist leicht experimentell zu erweisen. Tritt Gas aus der Pflanze aus so musste es selbstverständlich vor dem Austritt unter höherem Druck gestanden haben.

Diese nöthige höhere Pressung der in den Binnenlufträumen enthaltenen Gase tritt nun im Lichte und im Dunkeln ein:

1) Wenn die Wasserpflanze aus einem kälteren Wasserreservoir in ein wärmeres gebracht wird; oder wenn das Wasserreservoir durch eine äussere Wärmequelle rasch erwärmt wird.

2) Wenn die Pflanze aus einem Kohlensäurearmen in ein Kohlensäurereiches Wasser verbracht wird.

3) Wenn die Pflanze aus einem Ort der tiefer unter dem Niveau der Wasseroberfläche nach einem Ort der weniger tief unter diesem liegt, verbracht wird.

Ausserordentlich lebhaft wird die Gasentbindung im Experiment 2 selbst bei vollständiger Ausschliessung des Tageslichtes.

Nach den Absorptionsgesetzen für Gase ist dies leicht zu begreifen und die Wechselwirkung der Gase einer Zelle mit dem Gas der Atmosphäre kann leicht an künstlichen Zellen demonstriert werden.

Entweicht im Experiment 2 Gas, so ist damit nachgewiesen, dass dasselbe in der Pflanze chemisch anders beschaffen sein musste als das Gas im Wasser und zwar musste das letztere in der Pflanze löslicher sein als ersteres. Nach dem Gesetz der partialen Pressung löst die Pflanze dann mehr Kohlensäure wie Sauerstoff und Stickstoff. Diese entweichen in die Interzellularräume und erzeugen dort den höheren Druck, welcher nöthig ist zum Austreiben der Blasen. Die Blasenentbindung unterbleibt daher so wie die Gase in der Pflanze und im Wasser gleiche chemische Zusammensetzung haben.

Der Druck wird also im Inneren einer Zelle erhöht, wenn dieselbe ein Gas enthält, welches in der Membran unlöslicher ist wie das Gas ausserhalb der Zelle. Der Druck wird im Innern der Zelle vermindert, wenn ein Gas in ihr enthalten ist, welches in der Membran löslicher ist als das Gas, welches die Zelle umspült. Das Interzellularraumsystem ist unsere Gaszelle, welches von wasserreichen Membranen umgeben ist.

Eine Seifenblase ist eine solche Zelle mit noch wasserhaltiger Membran. Ich konnte einen Seifenblasenapparat herstellen vermittlest dessen die Blasen unter demselben Druck, derselben Temperatur einmal mit Wasserstoff, das anderemal mit Kohlensäure gefüllt werden konnten, so aber, dass die äussere Fläche der Blase von der Atmosphäre umspült war. Das Verhalten dieser Blasen ist sehr lehrreich. Die Wasserstoffblase dehnt sich aus und platzt sehr bald. Die Kohlensäureblase dagegen verkleinert sich unter dem Auge des Beobachters, sie sinkt immer mehr zusammen ohne zu platzen. An beiden Erscheinungen war aber nicht der Druck des Gasentbindungsapparates schuld, denn der Apparat war so beschaffen, dass die geschlossene und mit einem genau bestimmten

Volum gefüllte Seifenblase durch einen Hahn vom Entbindungsgefäss abgeschlossen werden konnte. Da wir wissen, dass die Wasserstoffseifenblase eine Zelle ist, deren Inhalt in der Membran weniger löslich ist, wie die Gase der Atmosphäre, welche an sie grenzen und beobachten, dass eine solche Zelle sich ausdehnt, so müssen wir schliessen, dass mehr Sauerstoff oder Stickstoff in sie eindringt als Wasserstoff herausgeht, wodurch der Druck im Innern vermehrt wird. Bei der Kohlensäureseifenblase hingegen ist das Verhältniss umgekehrt; der Inhalt löst sich sehr viel rascher in der Membran (und dampft an der Aussenseite ab), wie die Sauerstoff- oder Stickstofftheilchen. Die Kohlensäureblase wird comprimirt.

Ich konnte weiter dadurch, dass ich lebende Pflanzenblätter mit 2 Recipienten verband, mit Sicherheit nachweisen, dass der Druck da immer am grössten wird, wo dasjenige Gas befindlich ist, welches sich am schwersten in der Pflanze löst. Bei der Landpflanze ist nun der Process insofern verwickelter als jede Temperaturdifferenz auch eine Aenderung der Spaltöffnungen mit sich bringt. Sind aber alle Spalten geschlossen, so hängt die Diffusionsbewegung lediglich von dem Absorptionscoefficienten ab. Bringen wir z. B. einen Recipienten mit Kohlensäure an den Blattstiel, während die Blattfläche sich in einem zweiten Recipienten mit atmosphärischer Luft oder Wasserstoff befindet und verbinden wir beide mittelst eines Differenzenmanometers, so wird sich, wenn die Spalten geschlossen sind eine Druckdifferenz herstellen, so dass der Druck im Sauerstoff- oder Stickstoff- oder Wasserstoffrecipienten grösser, der im Kohlensäurerecipienten kleiner wird, dies tritt auch ein, wenn wir die Recipienten bezogen auf den Blattstiel vertauschen. Damit ist dann die Identität des Vorganges mit den Erscheinungen an der Seifenblase nachgewiesen.

Die Druckdifferenzen, welche sich auf diese Weise herstellen werden nur sehr langsam ausgeglichen. Da nun die chemische Differenz des ausgeschiedenen Gasgemisches die Ursache oder Folge der Druckdifferenz ist, so ist klar, dass wir manchmal lange Zeit nach der Insolation grüner Pflanzen im Dunkeln noch eine Nachwirkung des Sonnenlichtes beobachten können, die wir nicht einer Aufspeicherung von chemischer Spannkraft zuschreiben dürfen.

Nach den im früheren Abschnitt dieser Untersuchungen dargelegten Resultaten wird es von Interesse sein das Gasmolecül zu verfolgen, wenn es auf die Oberfläche eines Blattes trifft. Wir

denken uns einen chemischen Process in Folge der Lichtwirkung ausgeschlossen, dann wird eine Druckdifferenz in dem Apparat Taf. V. d. Jahrb. Bd. VIII. sich mehr oder weniger rasch ausgleichen je nachdem die Spalten geschlossen oder offen sind.

Wir sind nun im Stande mit dem Apparat die Wirkung einer Schwankung des Barometerstandes nachzuweisen, indem wir den Stempel D aus oder einziehen.

Aus der Geschwindigkeit, mit welcher ein und dasselbe Gas dabei durch ein Blatt fliesst, lässt sich aber nicht auf die Stellung der Spaltöffnungen schliessen, vielmehr muss man verschiedene Gase oder Gemenge für einen Temperaturzustand des Blattes demselben Experiment unterwerfen. Zu dem Behufe wird der Recipient B Bd. VIII. Tafel V. so eingerichtet, dass die Atmosphäre durch Kohlensäure und Wasserstoff verdrängt werden kann.

Die Zeiten für den Durchtritt (in Mittelwerthen) gleicher Volume verschiedener Gase unter gleichem Drucke und bei gleicher Temperatur, für den Fall, dass der Barometer sinkt oder steigt, verändern sich nun fortwährend mit der Tageszeit. Die folgenden Versuche werden dies veranschaulichen.

Ich bemerke indess vorher, dass die Bahnen des Gasmoleculs aus dem einen in den andern Recipienten verschiedene sind und zwar kann in gerader Linie dasselbe aus dem Recipienten B nach A gelangen, ohne den Anziehungskräften der nassen Membran zu unterliegen.

Ein solches Molecul tritt in einen grossen Intercellularraum am Blattstiel ein und durchläuft ein Labyrinth von Gaserfüllten Räumen, um durch die Spalten auszutreten. Ein anderes Molecul kann aber wie aus der Histiologie des Blattes erhellt, gleich im Beginn seiner Bahn in eine Membran eintreten und sich stetig durch Wasser bewegen um an der Blattoberfläche abzdampfen.

Ein drittes geht abwechselnd durch die Zellflüssigkeit und durch gaserfüllte Intercellularräume.

Es geht hieraus hervor, dass das Blatt sich einmal mehr wie ein trockener Gypsfropf, (wenn nämlich alle Spalten offen sind)<sup>1</sup>, ein andermal mehr wie eine Seifenblase verhalten wird, in Hinsicht

---

1) Bringen wir im Gegensatz zu dem Experiment mit der Seifenblase in 2 gleiche Glasröhren, welche an einem Ende mit Gypstuck verschlossen am andern offen sind, Kohlensäure in die eine, Wasserstoff in die andere und tauchen die offenen Enden in Wasser, so steigt das Wasser in der Wasserstoffröhre, in der Kohlensäureröhre sinkt es.

der Wechselwirkung zwischen den chemisch differenten Gasen der beiden Recipienten. Niemals aber wird einer der Vorgänge allein vorkommen. Deshalb verhalten sich die Durchgangszeiten gleicher Volume von Kohlensäure, Sauerstoff, Wasserstoff unter gleichem Druck nicht wie nach dem Graham'schen Gesetz gefordert wird und manchmal nicht so wie nach dem Vorgang in der Seifenblase vermuthet werden könnte. In allen nachfolgenden Untersuchungen aber fällt auf, dass die Kohlensäure, ein weniger diffusibles aber in Wasser leicht lösliches Gas, am raschesten das Blatt durchwandert.

### Versuch I.

Ein Blatt von *Allium altaicum* wird in den Recipienten A. Taf. V. befestigt und die Durchgangszeiten für eine Barometerschwankung von 5 mm. Quecksilber bestimmt für:

#### Durchgangszeit.

Atmosphäre 237.

Kohlensäure 85.

Am Abend um 7 Uhr bei 22° C.

#### Durchgangszeit.

Atmosphäre 60.

Kohlensäure 54.

Am Mittag des andern Tages bei 23° C.

### Versuch II.

Ein anderes Blatt wird unmittelbar nach dem Abschneiden bei 25° C, auf die Durchgangszeiten am Abend um 8 Uhr bei 22° C, sodann am andern Morgen 7 Uhr und am Abend desselben Tages 6 Uhr untersucht.

	Zeit Abends.	Zeit andern Morgen.	Zeit am Abend.
Atmosphäre	130	270	247
Kohlensäure	105	150	148

### Versuch III.

2 Blätter von *Allium altaicum* wurden vergleichsweise untersucht. Eines am Nachmittage um 3 Uhr an einem wolkenlosen Tag bei 29° C am Beete. Es wird eine Schwankung von 10 mm. Quecksilber am Barometerstand angewandt.

#### Durchgangszeit.

Atmosphäre 252.

Kohlensäure 142.

Die Oberfläche dieses Blattes ist 4625 □ mm. Die Zahl der Spalten nach Mittelwerthen berechnet ist etwa eine Million. Das Effusionsareal derselben würde in der Offenstellung 69 □ mm. betragen.

Das 2. Blatt wird Nachts um 12 Uhr vom Freilandbeet genommen bei einer Temperatur von 10° C. Die Durchgangszeiten verhalten sich, bei derselben Barometerschwankung:

Atmosphäre	590.
Kohlensäure	242.
Wasserstoff	235.

Trotzdem dieses Blatt eine Oberfläche von 6127 □ mm. und etwa anderthalb Millionen Spalten besass, deren Effusionsareal 91,9 □ mm. in der Offenstellung betragen würde.

Dasselbe Blatt bleibt nun von Nachts 12 Uhr bis andern Tages 10 Uhr im Recipienten bei einer Temperatur von 20° C. und es ergeben sich dann für die gleiche Barometerschwankung folgende Zeiten:

Kohlensäure	42.5.
Atmosphäre	57.5.
Wasserstoff	40.0.

Dieser Versuch zeigt am anschaulichsten, in welcher Weise die Temperatur die Stellung der Spalten bestimmt.

#### Versuch IV.

An einem regnigten kalten Maitag (Temp. am Beet 12° C.) wird ein 4284 □ mm. grosses Blatt in den Recipienten gebracht und zeigte folgende Durchgangszeiten für eine Barometerschwankung von 5 mm. Quecksilber.

	Nachmittags 4 Uhr.	Abends 10 Uhr.	Nächsten Morgen 9 Uhr.
Atmosphäre	555	220	192
Kohlensäure	277	130	140
Wasserstoff	395	142	175.

Die Temperatur im Recipienten war 18° C.

Die grössere Diffusibilität der Kohlensäure zeigt uns also, dass ein gaserfüllter Intercellularraum sich ganz ähnlich verhält wie die Seifenblase.



## Beziehungen zwischen Assimilation, Absorption und Fluorescenz im Chlorophyll des lebenden Blattes.

In der neueren Literatur über das Chlorophyll sind die Untersuchungen von Askenasy, Hagenbach, Timirjaseff, Lommel die hervorragendsten. Ich habe schon in einer früheren Notiz darauf hingewiesen, dass sich bezüglich der Absorption die Angaben Hagenbachs und Timirjaseffs sehr vollständig decken und etwas von denen Askenasy's abweichen. Erst nachdem diese Notiz fertig gedruckt war, gelangte ich in den Besitz einiger wichtigen Untersuchungen Lommels.

Herr Lommel hat die Fluorescenzphänomene einer eingehenden Untersuchung unterworfen und eine neue Theorie derselben aufgestellt.

Wir wissen aus den früheren Untersuchungen über die Fluorescenz und Absorption des Chlorophylls in Lösung, dass demselben im Spectrum 5 Stellen vollständiger Extinction zukommen, von welchen die im äusseren Roth zwischen B und C die auffälligste ist. In den Strahlen dieser Tonhöhe klingt das Chlorophyll mit, das heisst, wenn bestimmte Strahlen anderer Tonhöhe auf die Lösung fallen, so verschwinden sie und veranlassen ein Selbstleuchten durch Licht der Brechbarkeit BC. Nachdem nun schon früher bekannt war, dass alle Strahlen des sichtbaren Spectrums von B bis ans äusserste Violett Fluorescenzerreger sind, hat Herr Lommel kürzlich nachgewiesen, dass entgegen dem Stokes'schen Gesetz durch Strahlen niederer Brechbarkeit, solche von höherer im Fluorescenzlicht erregt werden. Bei dem Chlorophyll in Lösung wandte Lommel die Linie Li als Erreger an. Dieselbe schwingt in der Tonhöhe 32, das dadurch erregte Licht im Chlorophyll aber enthält bei der spectroscopischen Untersuchung alle Strahlen zwischen B und C. Ein ähnliches vielleicht noch auffälligeres Ergebniss wurde bei einer rothen Anilinfarbe dem Magdalaroth erhalten.

In dem Chlorophyll werden also sowohl höhere wie tiefere Töne angeregt wie die von aussen einfallenden.

Ganz indifferent ist die Lösung des Chlorophylls und das grüne lebende Pflanzenblatt, für die Töne o bis etwas vor B. Herr Lommel hat ein einfaches sinnreiches Instrument, welches er Erythroscop nennt, verfertigt, um für den Unterricht dieses

Verhaltens der Pflanze leicht zu veranschaulichen. Es ist eine Brille, deren Gläser so zusammengesetzt sind, dass nur die Strahlen von o bis B durch sie hindurch gehen. Eine Combination von dunkelrothem Rubinglas und Cobaltglas entspricht diesen Anforderungen.

„Betrachtet man durch eine solche Brille eine Landschaft, so werden natürlich alle Gegenstände heller oder dunkler rubinroth gesehen. Die Pflanzen aber, welche dieses äusserste Roth in reichlicher Menge zurückstrahlen, erscheinen ausserordentlich hell. Eine sonnenbeschienene Baumkrone erscheint so hell wie eine weisse Wolke; das Blätterwerk, welches für das blosse Auge dunkel vom klaren Himmel absticht, zeichnet sich jetzt hell auf dunkeltem Grunde ab; der Rasen, welcher für das blosse Auge dunkler ist wie der bekieste Weg, erscheint hell, der Kiesweg dunkel. Man erhält den Eindruck, als ob Rasen, Sträucher, Bäume weiss gepudert wären.“

Mit einer 2. Gläsercombination von Rubinglas mit einem violetten Glas zeigt Herr Lommel, dass in dem von der Pflanze zurückgeworfenen Licht die Strahlen des Absorptionsstreifen I. fehlen. „Durch eine solche Brille werden Himmel, Wolken, Häuser, Erdreich ganz ebenso roth gesehen wie durch das Erythroscop, die Pflanzen erscheinen dunkel fast schwarz.“

In ähnlicher Weise konstruirte Simmler ein Instrument, welches von Askenasy schon benutzt wurde.

Das Fluorescenzlicht der lebenden Blätter ist wie schon Askenasy angiebt und wie ich neuerlich wiederholt bestätigt fand, sehr schwach aber eben noch deutlich wahrnehmbar. In dieser Hinsicht weichen die Erfahrungen Lommels und Hagenbachs wesentlich ab. Beiden Forschern ist es nicht gelungen an lebenden Blättern die Fluorescenz nachzuweisen.

Hagenbach fand nun schon früher, dass das feste Blattgrün-extract auf Papier gestrichen nicht fluorescirt und versucht den Mangel der Fluorescenz an lebenden Blättern dahin zu erklären, dass sich in ihnen das Chlorophyll in ähnlichem festen Zustand befinde.

Nach dem histologischen Befund müssen wir aber eher das sogenannte Chlorophyllkorn als einen Flüssigkeitskörper, einen Tropfen, ansehen und die geringere Fluorescenz des lebenden Blattes dem Umstand zuschreiben, dass das lebende Chlorophyllkorn mit den einfallenden Lichtschwingungen eine andere Disposition

trifft wie die todte Lösung. Es ist in der That auffällig, dass das lebende Blatt viel schwächer wie die verdünnteste alkoholische Chlorophylllösung fluorescirt. Nun dürfen wir ohne Scheu annehmen, dass die vom einfallenden Licht angeregten chemischen Processe im lebenden Blatte von viel grösserer Intensität (also auch grösserer Extinction für das Licht) als in der todten Lösung sind. Die grössere Quantität der einfallenden und absorbirten Schwingungen werden daher zu assimilatorischen Bewegungen, die kleinere zu Lichtbewegungen verwandt werden.

In einem zweiten Punkt weichen meine Beobachtungen von denjenigen Lommel's ab. Dem lebenden Blatte soll nach diesem Forscher der 2te Absorptionsstreifen fehlen.

Mit Bestimmtheit aber konnte ich im Blatt, sowohl wenn diess an den Spalt der Heliostaten gebracht als auch wenn das Spectrum auf dasselbe geworfen wurde, einen 2ten Streif im Gelb wahrnehmen.

Ich halte es für möglich, dass derselbe aus den beiden Streifen II. und III. der Lösung zusammengesetzt ist.

Nach den Erfahrungen und der Theorie der Fluorescenz, welche kürzlich von Herrn Lommel aufgestellt ist, müssen wir uns vorstellen, dass das Chlorophyllmolecul, auf welches die Bewegung des einfallenden und absorbirten Lichtes übertragen wird, auf einige bestimmte Töne vorzugsweise abgestimmt ist.

Der sichtbare Theil des Sonnenspectrums ist eine Tonleiter, in welcher eine unendliche Anzahl verschiedener Töne erklingen. Von diesen verschluckt das Chlorophyll gewisse, die in ihm zum Theil Wärmebewegung, zum Theil chemische Thätigkeit oder wiederum Licht erregen. Unter allen Tönen, welche das lebende Chlorophyllkorn treffen, sind es aber die zwischen B und C, welche in ihm vorzugsweise verschluckt werden. Diese sind die Eigentöne des Chlorophyll.

Auf Schwingungen von der Wellenlänge B und C und dazwischengelegene ist das Chlorophyllmolecul neben allen anderen vorzugsweise abgestimmt.

Von allen andern Tönen, welche in der Tonleiter des Sonnenlichts erklingen, werden die Molecul des Chlorophylls vorzugsweise in denjenigen mitklingen, deren Schwingungszahlen  $\frac{1}{2}$   $\frac{1}{4}$  u. s. f. oder das doppelte dreifache u. s. f. der Schwingungszahlen zwischen B und C betragen, d. h. ausser den Schwingungen, welche das Chlorophyllmolecul durch directe Absorption von BC ausführt, schwingt es noch mit den tieferen oder höheren Octaven dieser

seiner Eigentöne. Die nächst höhere Octave der Eigentöne des Chlorophylls liegt in der Tonleiter des Sonnenlichtes im ultraviolett in der Nähe der Grenze des sichtbaren Theiles des Spectrums. Die nächst tiefere liegt weit im unsichtbar rothen Theil.

Der Grundton und die Octaven der Eigenschwingungen werden, wenn der Grundton der Eigenschwingungen in das Chlorophyll fällt, vorzugsweise ansprechen. Von diesen liegt aber nur der erstere im sichtbaren Theil des Spectrums, die Octaven können daher nicht gesehen werden.

Werfen wir umgekehrt die ganze Tonleiter des Sonnenlichts, das heisst ein Sonnenspectrum auf eine Chlorophylllösung, so beobachten wir, dass alle Töne von B bis ans violette Ende verschluckt werden und dass an allen Orten das rothe Eigenlicht ausgesendet wird. Dasselbe besteht aber, von welchem Orte der einfallenden Tonleiter es immer ausstrahlen mag, aus den Tönen von der Schwingungszahl der Strahlen zwischen B und C. Bemerkenswerth ist aber ausserdem, dass die Töne o bis B nicht zum Selbstleuchten anregen, und dass einem jeden Maximum der Ausstrahlung von Eigenlicht ein Maximum der Absorption des erregenden Lichtes entspricht. Es geht hieraus hervor, dass Strahlen jeglicher Tonhöhe zunächst den Eigenton des Moleculs, dann aber auch die Octaven und zwar die tieferen der brechbareren Strahlen der einfallenden Tonleiter anregen. Das heisst, das Chlorophyllmolecul muss nach der Theorie noch auf andere Schwingungen, deren Schwingungszahl um eine Octave tiefer wie die der brechbaren absorbirten liegt, abgestimmt sein, um diese Strahlen im Spectrum zu verschlucken.

Das Chlorophyll absorbirt die Strahlen BC direct, die übrigen durch Einklang.

Für die Absorption durch Einklang spricht die Erscheinung, dass namentlich das VII. Fluorescenzmaximum nach dem ersten am intensivsten ist, es liegt dasselbe der nächst höheren Octave der Eigentöne am nächsten.

Die Schlüsse, welche aus dieser Theorie von Herrn Lommel auf das feste Chlorophyllextract und das lebende Chlorophyllkorn gezogen werden, halte ich wenigstens für letzteres für nicht ganz zutreffend. Da beide nach den Beobachtungen dieses Forschers nicht fluoresciren aber ein nahezu gleiches Absorptionsspectrum zeigen, so soll hier die Absorption im BCstreifen (Streifen I.) der Lösung durch Einklang erfolgen.

Ich habe schon oben darauf aufmerksam gemacht, dass die Fluorescenz deutlich wenn auch schwach nachweisbar ist und es scheint mir in hohem Grade wahrscheinlich und soweit ich die Lommel'sche Theorie überschauen kann, dieser nicht widersprechend, dass zwischen der assimilatorischen Bewegung und der Fluorescenz eine Wechselwirkung besteht, derart, dass die eine Erscheinung die andere ausschliesst. Die Erfahrungen, welche darauf hinweisen, habe ich schon in einer früheren Notiz publicirt, sie lauten:

1) Alle Strahlen zwischen BC werden sowohl in der Lösung wie im lebenden Blatt direct absorbirt.

2) Alle Strahlen des Sonnenspectrums veranlassen das Chlorophyll im Blatte zur Kohlensäurezersetzung.

3) Das Maximum dieser Wirkung liegt in den Absorptionsstreifen I. und II. (resp. II. III.).

4) Eine verdünnteste Chlorophylllösung fluorescirt stärker, wie jegliches lebende grüne Blatt. Umgekehrt müsste man nun nachweisen können, dass ein lebendes Blatt spectroscopisch untersucht, so lange ihm im insilirten Zustand Gelegenheit gegeben wird, zu assimiliren, schwächer fluorescirt als wenn ihm diese Gelegenheit unter sonst gleichen Umständen entzogen wird.

Steif gefrorene grüne Blätter zeigten noch deutliche Fluorescenz.

Auf zwei Wegen können wir zeigen, dass mit wachsender Assimilation die Intensität des Eigenlichtes grüner Blätter schwächer wird.

1) Der eine besteht darin, dass wir bei 2 gleichen Blättern dasselbe derivirte Spectrum beobachten. Dem einen Blatte führen wir ein Kohlensäureluftgemisch, dem andern reines Wasserstoffgas zu. Bei 18° bis 20° C. ist also das eine im günstigsten Zustande für die Assimilation, bei dem andern ist diese unmöglich gemacht.

Ich habe wohl 20 mal diesen Versuch angestellt bin aber bis jetzt nicht mit Bestimmtheit zu einem Unterschied der Intensität des Fluorescenzstreifens gelangt.

Die Beobachtungsmethode ist eine subjective und es müssen deshalb die Resultate nur mit Vorsicht aufgenommen werden.

Ich fühlte mich nichtsdestoweniger verpflichtet, auf diese Methode aufmerksam zu machen, umsomehr, als nach der Notiz Lommel's über das Melanoscop und Erythroscop man leicht vermuthen könnte, die grüne Pflanze verschlucke absolut unter allen Umständen alles Licht von der Tonhöhe BC.

2) Der zweite Weg hat mir ein bestimmtes positives Resultat geliefert. Von hervorragendem Einflusse auf die Assimilation ist die Temperatur.

Bei niederer Temperatur ist die Assimilation schwächer, das Fluorescenzlicht muss also stärker sein. Mehrere Cassotten, deren Oeffnung durch grüne Blätter ausgefüllt war, wurden bei einer Temperatur von  $4^{\circ}$  C. so lange belassen bis man annehmen konnte, dass die Blätter auf die Temperatur der Umgebung abgekühlt seien. Sodann wurde auf eine dieser Blattflächen ein schmales lichtstarkes Sonnenspectrum geworfen und dieses mit einem horizontalstehenden Prisma beobachtet. Es zeigte sich stets, dass der rothe Fluorescenzstreif im Anfang sehr stark leuchtete, bald aber schwächer werdend nach wenigen Minuten verschwand. Ich konnte mit 2 Cassetten, von welchen die eine im kalten Raume belassen wurde während die andere insolirt war, indem ich mit beiden abwechselte, diesen Versuch in einer Stunde wohl 10 mal mit gleichem Erfolge wiederholen: Stets leuchtete das Blatt im Beginne der Bestrahlung, so lange es durch dieselbe noch nicht genügend erwärmt war, stärker. Dieses Experiment setzt natürlich voraus, dass der Spalt am Heliostaten gerade die Stellung habe, bei welcher so viel Licht hereingeht, dass das dadurch erzeugte Fluorescenzlicht im Blatte für den erwärmten Zustand eben noch vollständig vom Chlorophyll verschluckt wird. Wir sehen aus unseren Untersuchungen, dass alle Strahlen des sichtbaren Theils des Sonnenspectrums im lebenden grünen Blatte assimilatorische Erreger sind, denn alle erregen die Strahlen BC, die Grundtöne des Chlorophylls mit den Maximis des Fluorescenzlichtes im derivirten Spectrum müssen demgemäss auch die Maxima der Assimilation zusammenfallen. Die Hauptmaxima habe ich schon in einer früheren Publication nachgewiesen.

Wir können annehmen, dass in steif gefrorenen Blättern die Assimilation verschwindend klein ist. Das Absorptionsspectrum solcher Blätter ist aber unverändert, hingegen ist die Fluorescenz beträchtlich schwächer. Ich konnte mit der vorhin beschriebenen Methode ganz deutlich wahrnehmen, dass das Blatt vor dem Erstarren mit hellerer Fluorescenz leuchtet wie nach demselben.

Je schwächer im Allgemeinen die chemischen Processe um so stärker wird die Fluorescenzbewegung sein. Je niederer indess die Temperatur bis zu bestimmter Grenze ist, um so wirkungs-

loser wird das einfallende Licht für beide Bewegungen sein. Die erste Beziehung gilt auch für die todte Lösung. Durch eine eingehende Untersuchung über die Zersetzung des gelösten Pigmentes im Lichte von Herrn Gerland, wissen wir, dass die aetherische Lösung sich viel langsamer zersetzt wie die alkoholische. Die Fluorescenz der ersteren ist aber beträchtlich stärker wie die der letzteren.

Herr Gerland hat ausserdem gefunden, dass beim längeren Stehen von Chlorophylllösung bei Gegenwart von Sauerstoff im diffusen Licht, zwei Processe vor sich gehen, die „Modification“ und die „Verfärbung des Pigmentes“.

Die Modification macht sich dadurch kenntlich, dass die Lösung 5 Absorptionsbänder zeigt, während die frischbereitete deren nur 4 besitzt.

Die frische Lösung in Alcohol verfärbt im Sonnenlicht rasch und zwar rascher wie die durch diffuses Licht und Sauerstoff modificirte, dabei verschwinden die Absorptionsstreifen in der Reihenfolge IV. III. II. I.

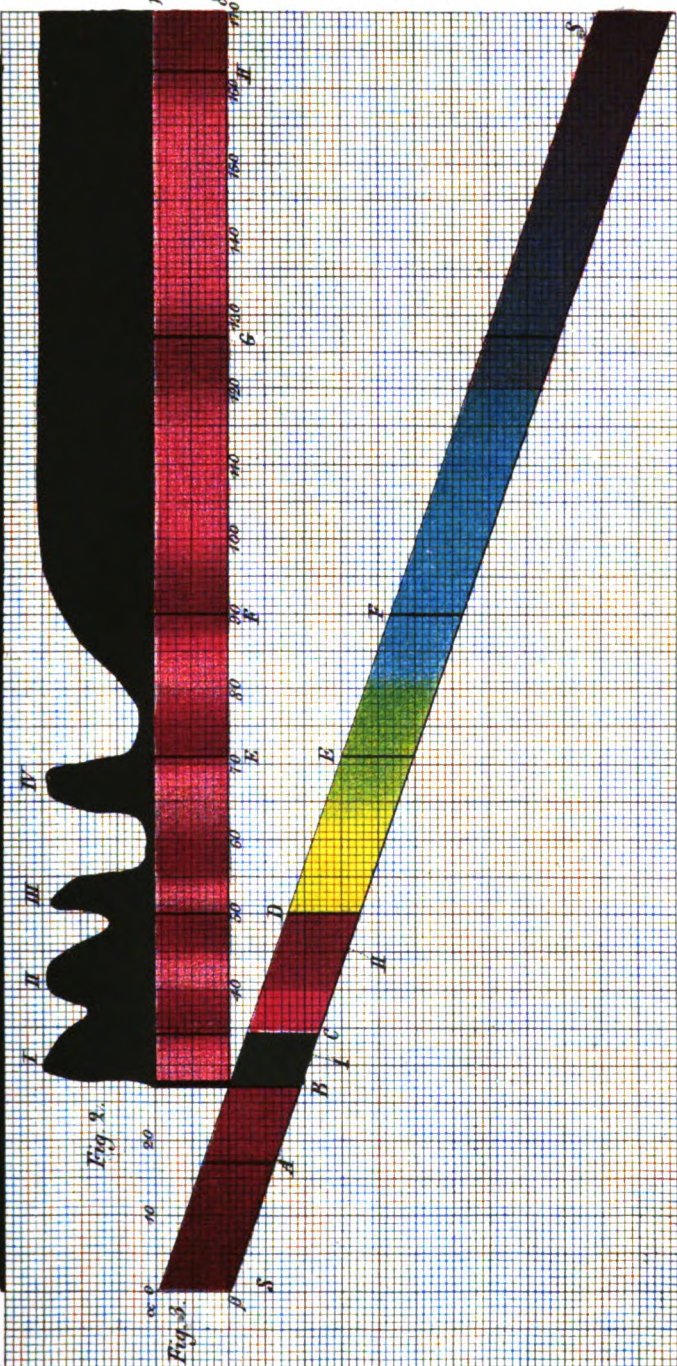
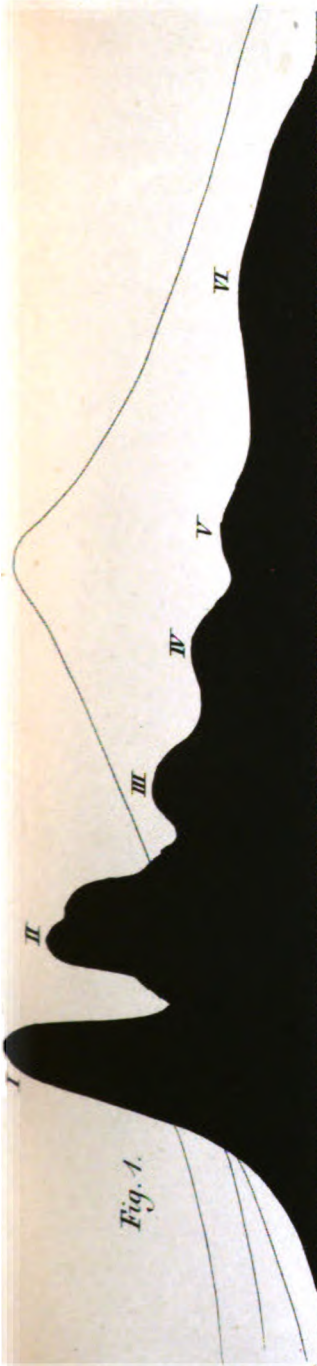
Weiterhin weist Herr Gerland nach, dass während der Verfärbung keine Sauerstoffabsorption erfolgt. Dagegen ist dieselbe von einer vorhergehenden Sauerstoffabsorption abhängig.

„Hiernach wird man sich den Vorgang der Verfärbung und der Modification<sup>1)</sup> wohl folgendermassen denken müssen. In Luft und Licht ist es zweien, seine Veränderung zu bewirken, strebenden Kräften ausgesetzt der chemischen Anziehungen des Sauerstoffs auf seine Theilchen und der dieselben umzulagern bestrebten Lichtschwingungen des Aethers. Doch ist das Zusammenwirken beider nothwendig um Chlorophyll chemisch zu verändern. In der Dunkelheit sowie bei Ausschluss von Sauerstoff verändert es sich nicht. Befindet sich eine beleuchtete Chlorophylllösung in der Luft, so tritt zuerst Sauerstoff mit ihr in Verbindung, das Chlorophyll beginnt modificirt zu werden, im genügend intensiven Lichte unterbricht dann dieses den Process, die Verfärbung geht vor sich. Ist die Intensität des Lichtes nur schwach, so geht die Oxydation ihren Weg fort, das Chlorophyll wird modificirt.“

Bekannt ist und neuerdings durch eine Publication von mir hervorgehoben, dass das grüne Blatt ausser dem Absorptionsstreifen I., welcher meist scharf begrenzt erscheint, die übrigen

1) Verfärbung und Modification sind zwei gesonderte Erscheinungen.





J.J.C. Müller, rex

C. Lous lith





der Lösung des Chlorophylls eigenthümlichen Streifen II. III. IV nur verschwommen und undeutlich zeigt, ich machte schon darauf aufmerksam, dass dies in der Vertheilung der Farbekörper im Zellennetz des Blattes und in des letzteren verhältnissmässiger Undurchsichtigkeit seinen Grund habe. Herr Gerland wies hiermit in Uebereinstimmung nun in sinnreicher Weise nach, dass das Absorptionsspectrum der Lösung mit demjenigen des Blattes bezüglich der Schärfe der Streifen ganz ähnlich wird, sowie man die Lösung mit Seife versetzt und zu einem zelligen Körper dem Schaume vertheilt.

### Literatur.

- Askenasy. Beiträge zur Kenntniss des Chlorophylls. Bot. Zeitg. 1867, No. 29.  
 Lommel. Die Fluorescenz. Poggendorfs Annalen 1871, S. 582.  
 Hagenbach. Bericht der Gewerbeschule in Basel 1869/71.  
 Timirjaseff. Das Chlorophyll. Petersburg 1871.  
 Gerland. Poggend. Ann. 1871, S. 585.  
 N. J. C. Müller. Botan. Untersuch. Heidelberg, Winter's Verlag 1872.

### Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Hypothetische Curve der Sauerstoffbildung in den verschiedenen Theilen des Sonnenspectrums. Das Hauptmaximum liegt zwischen B und C und entspricht dem Absorptionsstreifen I. Fig. 2.

Fig. 2. Curve der Absorption des Lichtes nach Timirjaseff. Die Ordinaten von oben nach unten gerechnet bedeuten die Dicke der eingeschalteten Lösung, die zugehörigen Abscissen die Dicke der Absorptionsbänder.

Fig. 3. Die Erscheinung, welche, unter dem Namen des derivirten Spectrums bekannt, erhalten wird, wenn auf eine Chlorophylllösung an dem Orte  $\alpha \beta \gamma \delta$  ein Spectrum entworfen, und dieses mit einem 2ten Prisma mit horizontal stehender Kante betrachtet wird. Man sieht dann an dem Orte, wo das objective Spectrum auffällt, einen rothen Streif, das Eigenlicht, welcher sich an das subjective Spectrum SS bei B ansetzt. Das rothe Licht, welches man subjectiv in  $\alpha \beta \gamma \delta$  wahrnimmt, ist an allen Orten von gleicher Brechbarkeit aber ungleicher Intensität. Die hellen Bänder fallen mit den Absorptionsstreifen zusammen. Die Abbildung des durch das horizontalstehende Prisma abgelenkten Spectrums habe ich benutzt, um das objective Absorptionsspectrum grüner Blätter darzustellen. Man sieht, dass in diesem die Strahlengattungen o bis B ungehindert durchgehen, das diejenigen von B bis C vollständig absorbirt werden. Von C bis etwa 42 geht das Licht wenig geschwächt durch während es von 42 bis etwas nach D sehr merklich geschwächt erscheint. Man muss, um ein vollständiges Bild eines objectiven Absorptionsspectrums des Blattes zu erhalten, nun noch den Rest von E bis ans violette Ende ausgelöscht denken.

Ich bemerke noch, dass der Spalt des Spectralapparates für die Beobachtung des derivirten Spectrums der lebenden grünen Blätter nicht zu eng sein darf.

# Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.)

Von

Dr. Karl Sanio.

## II.

### 2. Entwicklungsgeschichte der Holzzellen.

Ueber die erste Entstehung der Holzzellen im Cambium sind bisher nur wenige Mittheilungen gemacht worden. Nachdem man erkannt, dass die frühere Ansicht, wonach das Cambium eine schleimige, unorganisirte Masse sei, auf Irrthum beruhe und die Einsicht gewonnen, dass es vielmehr aus einem zarten, reich mit eiweissartigen Verbindungen erfüllten Gewebe bestehe, fand man darauf, dass hier, wie anderweitig im geschlossenen Gewebe, die Zellen durch Theilung von Mutterzellen entstehen, (so Mohl in bot. Ztg. 1844 p. 290, Unger ebend. 1847, p. 293, Naegeli (teste Schacht) in Zeitschrift für wissenschaftl. Bot. III. p. 64, Schacht die Pflanzenzelle p. 180). Ueber die Zahl der vorhandenen Mutterzellen des Holzes und Bastes machte Hartig (bot. Zeitg. 1853 p. 572) eine Mittheilung: darnach existiren für jeden Faserradius (d. h. radiale Holzzellenreihe) nur zwei Mutterzellen, die auf der Grenze zwischen Holz- und Bastkörper, gewisser Massen mit dem Rücken aneinander liegend und wie die siamesischen Zwillinge mit einander verwachsen, in entgegengesetzter Richtung die sterilen Tochterzellen des Holz- und Bastradius durch Abschnürung gebären. Ich selbst (Monatsberichte der Berl. Acad. 1857 Apr. 26.) nahm an, dass jeder radialen Cambiumreihe nur eine Mutterzelle zukomme und dass daraus die Holz- und Bastzellen in der Weise hervorgehen, dass entweder die äussere oder die innere der durch tangential Theilung der Cambiummutterzelle entstandenen beiden Tochterzellen zum Baste oder Holze als Dauerzellen übertreten. Später (bot. Zeitg. 1863 p. 108 in d. Anm.) theilte ich, der Hartig'schen und meiner frühern Ansicht entgegen, mit, dass ich bei *Pinus silvestris* drei eben tangential getheilte Cambium-

zellen gefunden, wonach also die Bildungsschicht aus mehr als zwei Zellen zu bestehen scheine.

Obwol ich zu verschiedenen Zeiten wol von Hunderten von Holzpflanzen äusserst zarte Querschnitte durch das sich bildende Holz junger Stammtriebe untersuchte, um daran die Art der Holz- und Bastbildung zu ermitteln, so wollte mir dies doch nie gelingen, da es überall an einer Handhabe fehlte, um das Alter der Mutter- und Tochterzellen desgleichen ihr Schicksal zu bestimmen. Ueberall eine mehrzellige Schicht eben getheilter schmal tafelförmiger Zellen und darunter wie darüber allmähliche Uebergänge von den zartwandigen Cambiumzellen in die derbwandigen des Holzes und Bastes: das war der allgemeine Charakter solcher Präparate. Auch bin ich jetzt nicht im Zweifel, dass man bei der Untersuchung junger Triebe damit nie ins Reine kommen wird. Diese Schwierigkeiten verringern sich bedeutend bei altem Holze. Erstens nemlich nimmt die Grösse der Cambiumzellen bei der Kiefer in den auf einander folgenden Jahrringen in tangentialer Richtung bedeutend zu; ferner werden die Scheidewände derber und die Altersunterschiede derselben durch die verschiedene Dicke deutlicher als bei jungem Holze (cf. Fig. 2 auf Tab. V. wo die Zellen 5—8 der Reihe c sofort als durch doppelte Theilung entstanden erkannt und ihrem Alter nach geschätzt werden können). Dazu kommt, dass die radialen Wandungen des Cambiums durch die zahlreichen tangentialen Theilungen ohne Resorption der Mutterzellen sich bedeutend verdicken und dass sich daran die radialen Wandstücke der Mutter- und Tochterzellen mehr oder weniger scharf absetzen (z. B. Tab. V. Fig. 2, Reihe d, Zellen 5—8). Diejenigen tangentialen Wände, die im abgerundeten Winkel in die radialen sich vom mittlern Theile der radialen Cambiumwände absetzenden Wandstücke übergehen, sind sofort als älter zu erkennen als jene, welche im scharfen Winkel, sich mit den radialen Wänden vereinigen (z. B. Tab. V. Fig. 2, Reihe d, Zellen 5—8). Häufig kommt es auch vor, dass die radialen Wandstücke der Mutterzelle einer grössern Reihe von Tochterzellen sich krümmen und dass man dann aus der Art der Krümmung deutlich die Grenze der ursprünglichen Mutterzelle feststellen kann. So erkennt man auf Tab. V. Fig. 2 die Zellen 5—8, abgesehen von dem durch die verschiedene Dicke der Scheidewände gegebenen Unterscheidungsmerkmale schon durch die Krümmung der radialen Wände deutlich als Tochterzellen einer einzigen Mutterzelle, ja man wird darnach sogar die Zellen 3—9 der Reihe b der-

selben Figur als die Nachkommenschaft einer einzigen Zelle erkennen, weil der untere Bogen der radialen Wand von Zelle 3 dem Bogen der Zelle 8—9 correspondirt und sich damit die ganze Gruppe zu dem Umriss einer einzigen getheilten Zelle abrundet. Diese Merkmale, einzeln oder zusammen wirkend, bieten, wenn auch nicht bei jeder radialen Reihe in gleicher Schärfe, die Möglichkeit, diesen schwierigen Process zu zergliedern und mit der Sicherheit einer wissenschaftlichen Einsicht zu erfassen.

Da die Cambiumzellen stets eine genau radiale Anordnung erkennen lassen und dem entsprechend auch die Holz- und Bastzellen ebenso, bei manchen Laub-Hölzern aber nur kurze Zeit, angeordnet sind, so fragt es sich zunächst, wie gross die Zahl der sich theilenden Mutterzellen in jeder Cambiumreihe ist, ob jede Reihe davon nur eine, wie beim Korke enthält, oder wie Hartig annimmt, zwei oder, wie meine frühere Mittheilung schliessen lässt, mindestens drei. Bei der Kiefer lässt sich darüber Folgendes ermitteln. Da die Cambiumzellen mit jeder Theilung und Vergrösserung des Holzkörpers nach Aussen rücken müssen, so ist es selbstverständlich, dass entweder ihre Grösse in tangentialer Richtung ausserordentlich zunehmen muss oder dass sich hier auf dem gegebenen Querschnitte neue Cambiumzellen zwischen die alten einschieben oder letztere selbst sich häufig in radialer Richtung theilen müssen. In der That erweitern sich in den auf einander folgenden Jahrringen die Cambiumzellen bedeutend in tangentialer Richtung: in dem Wintercambium des einjährigen (zweiten) Jahrtriebes einer 2-jährigen Pflanze bestimmte ich an der Basis des Triebes den tangentialen Durchmesser auf 0,012 mm., dagegen an der Basis einer mehr als 100jährigen Kiefer auf 0,026 mm.; mithin hat die tangentiale Breite um mehr als das Doppelte zugenommen.

Ebenso unzweifelhaft ist es, dass je weiter sich in den aufeinander folgenden Jahrringen das Cambium vom Marke entfernt, desto mehr andere Cambiumzellen von Unten und Oben auf dem gegebenen Querschnitte sich zwischen die alten hineindrängen: da nemlich eine Reihe von Jahren hindurch die Länge der Holzzellen allmählig und bedeutend wächst<sup>1)</sup> und diese Verlängerung lediglich

---

1) Ueber die Vergrösserung der Elementarorgane des Holzes der Laubhölzer habe ich neuerdings einige Untersuchungen angestellt, welche indess meist nur die vorhandene oder fehlende Vergrösserung in der Richtung von Innen nach Aussen nachweisen sollten, da mir zur Untersuchung der Grössenveränderung in der Richtung von Unten nach Oben im Stamme nur von der

von der Verlängerung der Cambiumzellen abhängt, so ist es, da der Längenwuchs des Triebes bereits im ersten Jahre beendigt ist,

Birke geeignetes Material zu Gebote stand. Nur bei *Mahonia Aquifolium*, von der ich schon früher angegeben, dass ihre Gefässe in den aufeinanderfolgenden Jahrringen keine Erweiterung des Lumens erfahren, fand ich auch die Libriformzellen in den äussern Jahrringen ebenso lang als in den innern. Die Libriformzellen nemlich massen im 1. Jahrringe 0,36mm. und ebenso viel im 6. und 7. Jahrringe. *Berberis vulgaris* verhält sich ebenso mit Ausnahme der Frühlingsholzgefässe, die eine Erweiterung erfahren. Bei den übrigen Hölzern konnte ich überall eine Verlängerung der Holzzellen nachweisen, wie folgende Beispiele lehren:

*Caragana arborescens*. 24jährig.

1. Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,32 mm.
3. Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,39 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,97 -
24. Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,48 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,94 -

*Sophora japonica*. 23jährig.

1. Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,46 mm.
3. u. 4. Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,57 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,134 -
20—23. Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,87 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,137 -

*Sorothamnus scoparius*. 7jährig.

1. Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,47 mm.
	M.-L. - Ersatzzellen	= 0,15 -
	M.-L. - kleinen Gefässe u. Tracheiden	= 0,15 -
2. Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,58 -
	M.-L. - Ersatzzellen	= 0,15 -
	M.-L. - grossen Gefässe im Frühlingsholze	= 0,14 -
7. Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,81 -
	M.-L. - Ersatzzellen	= 0,15 -
	M.-L. - kleinen Gefässe u. Tracheiden	= 0,15 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,13 -

Die Länge der Ersatzzellen der kleinen Gefässe und Tracheiden ist also unverändert geblieben.

*Acacia longifolia*. 7 Centimeter dicker Stamm.

1. Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,47 mm.
	M.-L. - getüpfelten Gefässe	= 0,25 -
Aeusserster Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,72 -
	M.-L. - grössern Gefässe	= 0,20 -

*Carpinus Betulus*. 44jährig.

1. Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,86 mm.
	M.-L. - Tracheiden in der Herbstgrenze	= 0,40 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,42 -

selbstverständlich, dass sich die Cambiumzellen des gegebenen Querschnittes nach Oben und Unten verlängern oder dass auf dem

	M.-L. der Libriformfasern	= 0,91 mm.
2. Jahrring:	M.-L. - Tracheiden in der Herbstgrenze	= 0,46 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,53 -
	M.-L. - Libriformfasern	= 1,26 -
44. Jahrring:	M.-L. - Tracheiden in der Herbstgrenze	= 0,77 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,72 -
<i>Quercus pedunculata</i> ; über 130 jähriger Stamm mit sehr schmalen Jahrringen.		
1. Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,42 mm.
	M.-L. - Tracheiden	= 0,39 -
2. Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,60 -
	M.-L. - Tracheiden	= 0,43 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,25 -
4. Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,74 -
	M.-L. - Tracheiden	= 0,55 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,26 -
Die 3 äussersten Jahrringe:	M.-L. - Libriformfasern	= 1,22 -
	M.-L. - Tracheiden	= 0,72 -
	M.-L. - grossen Gefässe	= 0,36 -
<i>Cornus sanguinea</i> . 7 Centimeter dicker Stamm.		
1. Jahrring:	M.-L. der Tracheiden	= 0,78 mm.
	M.-L. - getüpfelten Gefässe	= 0,57 -
2. Jahrring:	M.-L. - Tracheiden	= 0,96 -
	M.-L. - getüpfelten Gefässe	= 0,76 -
Äusserster Jahrring:	M.-L. - Tracheiden	= 1,26 -
	M.-L. - getüpfelten Gefässe	= 0,77 -
<i>Rhamnus cathartica</i> . 19 jährig.		
1. Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,41 mm.
	M.-L. - Gefässe	= 0,24 -
19. Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,69 -
	M.-L. - Gefässe	= 0,30 -
<i>Ficus elastica</i> . Daumenstarker Stamm.		
1. Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,88 mm.
	M.-L. - Gefässe	= 0,18 -
Äusserster Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 1,17 -
	M.-L. - Gefässe	= 0,18 -
<i>Berberis vulgaris</i> . 5 jähriger Stamm an der Basis.		
1. Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,35 mm.
2. Jahrring:	M.-L. - grössern Gefässe	= 0,21 -
5. Jahrring:	M.-L. - Libriformfasern	= 0,35 -
	M.-L. - grössern Gefässe	= 0,20 -
<i>Mahonia Aquifolium</i> . 7 jähriger Ast.		
1. Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,36 mm.
	M.-L. - Libriformfasern	= 0,36 -
2. Jahrring:	M.-L. - Gefässe	= 0,21 -
	M.-L. - Ersatzzellen	= 0,20 -

gegebenen Querschnitte, so lange die Verlängerung der Cambiumzellen dauert (bei der Kiefer an der Basis des Stammes etwa bis

6. u. 7ten Jahrring:	M.-L. der Libriformfasern	= 0,36 mm.
	M.-L. - Gefässe	= 0,19 -
	M.-L. - Ersatzzellen	= 0,20 -

Während bei *Mahonia Aquifolium* die Weite der Gefässe in den aufeinander folgenden Jahrringen unverändert bleibt, findet bei *Berberis* eine geringe Erweiterung des Lumens der grössern Gefässe im Frühlingsholze statt: im zweiten Jahrringe massen die grössern im Mittel 0,040 mm., die weitesten davon 0,047 mm., im fünften Jahrringe dagegen die grössern im Mittel 0,047 mm., die weitesten davon 0,053 mm. Beiläufig sei bemerkt, dass bei *Mahonia* Ersatzzellen mit einzelnen Holzparenchymfasern häufig sind und dass bei *Berberis* wenigstens Ersatzzellen vorkommen. Ich hielt sie früher für dünnwandige Libriformfasern und sprach deshalb diesen beiden Pflanzen das parenchymatische System ganz ab.

Bei *Betula pubescens* endlich habe ich die Veränderung der constanten Länge der Libriformfasern und Gefässe in den äussern Jahrringen eines alten Stammes nach der Höhe ermittelt. Der von mir untersuchte, in Polen angekaufte Stamm war an der Basis 0,5 m. dick und obwol auf 1 m. Höhe stark borkig-rissig, doch wegen des sehr dicken Periderma zu der obigen Art und nicht zu *Betula verrucosa* gehörig, bei der nach meinen Beobachtungen das Periderma viel dünner ist.

An der Basis bestimmte ich im 1. Jahrringe die M.-L. der Libriformfasern auf 0,47 mm., der Gefässe auf 0,35 mm. dagegen in dem äussersten Jahrringe

an der Basis:	Libriformfasern	= 1,26 mm.
	Gefässe	= 0,62 -
in 4 m. Höhe:	Libriformfasern	= 1,48 -
	Gefässe	= 0,87 -
in 7 m. Höhe:	Libriformfasern	= 1,43 -
	Gefässe	= 0,87 -
in 10 m. Höhe:	Libriformfasern	= 1,30 -
	Gefässe	= 0,96 -
in 13 m. Höhe:	Libriformfasern	= 1,26 -
	Gefässe	= 1,04 -
in 15 m. Höhe:	Libriformfasern	= 1,30 -
	Gefässe	= 0,96 -

Ueberraschend ist die Thatsache, dass das Maximum der mittlern Länge für Libriformfasern und Gefässe nicht in dieselbe Stammhöhe fällt: während die Libriformfasern bereits in 4 m. Höhe das maximum erreicht hatten, verlängern sich die Gefässe bis in 13 m. Höhe, um von dort weiter nach Oben wieder zu fallen.

Die Libriformfasern nehmen also bei den angeführten Pflanzen mit Ausnahme von *Mahonia Aquifolium* und *Berberis vulgaris* überall an Länge zu. Die Tracheiden verhalten sich verschieden: bilden sie die Grundmasse (*Cornus sanguinea*), so verlängern sie sich gleichfalls, gehören sie dagegen zur Gesellschaft der kleinen Gefässe, so nehmen sie entweder gar nicht an Länge zu (*Sorothamnus scoparius*) oder sie verlängern sich gleichfalls (*Carpinus Betulus*, *Quercus pedunculata*). Die Ersatzzellen sind in den beiden untersuchten Fällen unverändert geblieben. Die Gefässe endlich verhalten sich ganz verschieden: sind sie langgestreckt mit spitzer Endigung, wie bei *Cornus sanguinea*, *Carpinus Betulus*, so verlängern sie sich wol stets; sind sie dagegen kurz und weit, ent-



zum 30. Jahre<sup>1)</sup> von Oben und Unten zwischen die ursprünglich dort befindlichen Cambiumzellen ursprünglich höher oder niedriger gelegene Cambiumzellen hineinwachsen. Da die Reihenstellung unverändert bleibt, so können die hineinwachsenden Cambiumzellen sich nur zwischen die alten, ursprünglich dort befindlichen Radialreihen hindrängen, nicht aber zwischen die Zellen derselben Reihe.<sup>2)</sup> Wollte man nun mit Hartig annehmen, dass für jede

weder im Frühlingsholze allein oder durch den Jahrring zerstreut (*Acacia longifolia*), so verlängern sie sich entweder (*Sophora japonica*, *Rhamnus cathartica*, *Quercus pedunculata*) oder sie bleiben unverlängert (*Ficus elastica*) oder sie sind sogar kürzer geworden (*Acacia longifolia*). Bei letzterer Pflanze ist die Verkürzung so bedeutend, dass sie nicht auf die von mir in bot. Zeitg. 1863 p. 122 gegebene Weise, d. h. durch Veränderung der schiefen Endfläche in eine horizontale, erklärt werden kann; es ist hier vielmehr eine Quertheilung der Cambiumzellen, welche sich zu Gefässen umbilden sollen, wahrscheinlich.

1) Die Beendigung der Längenzunahme der Cambiumzellen hängt übrigens nicht von den Jahren ab, sondern von der Stärke der Jahrringe. Bei breiten Jahrringen ist sie früher vollendet, als bei schmalen, was man am besten an excentrischen Aesten untersuchen kann. So massen an einem stark excentrischen, 55jährigen Aste an der Basis desselben im 31. Jahrringe die Holzzellen der obern, schwächern Seite 2,08 mm. auf der stärkern untern dagegen 2,52 mm. Da nun die stärkere untere Seite ihre Zellen dem Alter nach schneller verlängerte, als die schwächere, obere, so musste auch die Verlängerung auf jener früher aufhören, als auf dieser.

2) Es ist wol sehr wahrscheinlich, dass in der Verlängerung der Cambiumzellen der Grund für die schiefe Richtung der Holzfaser zu suchen ist. Man muss hier indess zwei Fälle auseinanderhalten. In dem einen Falle verlängern sich die Cambiumzellen von Jahrring zu Jahrring allmählig, während die jedesmalige Cambiumzelle, wenn sie zur Holzzeile wird, sich nur unbedeutend verlängert. Die Zellen sind dann regelmässig radial angeordnet, so bei der Kiefer. Bei dem dicken einjährigen Endtriebe einer c. 2 m. hohen Kusselkiefer massen die Cambiumzellen (auf tangentialen Längsschnitten) = 0,87 mm., die Holzzellen der Herbstschicht dagegen 1,05 mm. Die Verlängerung war also unbedeutend. Im andern Falle dagegen, bei regelloser Anordnung der Holzzellen, vergrössern sich die zu Holzzellen sich ausbildenden Cambiumzellen bedeutend, werden z. B. bei *Cytisus Laburnum* sechsmal so lang, während die Cambiumzellen selbst in den aufeinander folgenden Jahren vermuthlich gar nicht oder, wie bei *Rhamnus cathartica* nur unbedeutend an Länge zunehmen. Bei letzterer Pflanze massen die Cambiumzellen im einjährigen Triebe = 0,18 mm., im 19jährigen Stamme = 0,25 mm. Die Libriformfasern des einjährigen Triebes massen 0,41 mm. haben sich also 2,27 mal verlängert, die Libriformfasern des 19. äussersten Jahrringes massen dagegen 0,69 mm. haben sich also 2,76 mal stärker als im ersten Jahrringe verlängert. Die Länge der Gefässe ist der Verlängerung der Cambiumzellen entsprechend von 0,24 mm. auf 0,30 mm. gestiegen. Die Anordnung des Libriforms ist bei dieser Pflanze schon ganz unregelmässig. Wo dagegen, wie bei den Papilionaceen, die grossen Gefässe und Tracheiden in den äussern Jahrringen nicht länger geworden sind als im ersten, während das Libriform in den äussern Jahrringen sich bedeutend verlängert hat, da ist schon a priori anzunehmen, dass die Länge der Cambiumzellen in den äussern Jahrringen dieselbe

Holz- und Bastreihe zwei Mutterzellen im Cambium vorhanden seien, so müssten diese wirklich im Verhältniss der siamesischen Zwillinge zu einander stehen, wenn sie diese Wanderungen aufwärts und abwärts, die sie unzweifelhaft bei ihrer allmählichen Verlängerung vornehmen müssen, ohne sich von einander zu trennen, durchmachten.

Radiale Theilungen der Cambiumzellen kommen gleichfalls vor und sind zu der Zeit, wenn die Cambiumzellen ihre endliche Grösse erreicht haben, nothwendig, um der durch das Auswärtsrücken des Cambiums statt findenden Dehnung der Cambiumzellen in tangentialer Richtung das Gleichgewicht zu halten. Man findet dann stets, dass nicht allein die Holzreihe, sondern auch die sie fortsetzende Bastreihe verdoppelt ist (Tab. V. Fig. 1 b.). Nimmt man nur eine Cambiummutterzelle für Holz und Bast an, so ist diese Verdoppelung beider Reihen des Holzes und des Bastes, durch die radiale Theilung selbstverständlich, nimmt man dagegen mit Hartig zwei Mutterzellen an, so ist sie sehr auffällig.

Es giebt aber ganz bestimmte Thatsachen, die die Unhaltbarkeit der Hartig'schen Annahme darlegen und beweisen, dass die Bast- und Holzzellen einer radialen Reihe durch abwechselnde Theilungen aus einer einzigen Cambiummutterzelle hervorgehen. Wenn nemlich die beiden angeblichen Mutterzellen des Holz- und Bastradius mit dem Rücken unveränderlich mit einander verwachsen wären und nach Vorne und Hinten Bast- und Holzzellen abschnürten, so müsste, da durch jede neue Theilung nicht allein eine Scheidewand, sondern eine ganze, den Zellinhalt der Tochterzelle umgebende Zellmembran entsteht, die Scheidewand zwischen den beiden unveränderlichen Mutterzellen, weil sie mit jeder neuen

---

wie im ersten geblieben ist, weil sonst nicht zu erklären wäre, wie die Gefässe die gleiche Länge behalten konnten. Leider fehlte mir zur Entscheidung Material, doch wird beifolgende Messung an *Caragana arborescens* meinen Schluss rechtfertigen. Die grossen Gefässe des Frühlingsholzes dieser Pflanze massen im 3. Jahrringe 0,097 mm., im 24. Jahrringe 0,099 mm., die Cambiumzellen des 24jährigen Stammes = 0,096 mm. also wenig verschieden von der Länge der Gefässe im 3. und 24. Jahrringe. Da nun die Grösse der Gefässe hier offenbar abhängt von der Grösse der Cambiumzellen und sie sich im Äussern und innern Theile gleich geblieben, so folgt daraus, dass die Cambiumzellen des ersten Jahrringes nicht kürzer waren, als die des 24. Die in diesem Falle (nemlich bei regelloser Anordnung der Holzzellen namentlich bei den Papilionaceen) manchmal bedeutende Länge der Libriformzellen wird hier also durch immer stärkere Verlängerung der in allen Jahrringen gleich langen Cambiumzellen erreicht.

Theilung durch ein Wandstück der Tochterzellen verdickt wird, bei den so zahlreichen Theilungen, die diese Mutterzellen bei starken Stämmen erfahren haben müssten, sicher mehrere Millimeter dick geworden sein. Statt dessen sind die tangentialen Scheidewände im Cambium entweder sehr zart oder hier und da nicht dicker, als wie sie nach 2—3maliger Theilung derselben Mutterzelle geworden sein können (Tab. V. Fig. 2). Dass dieses Raisonnement ein völlig richtiges ist, lehren die radialen Wandungen des Cambiums bei alten Stämmen, die beträchtlich dick geworden sind, obwol sie in fortdauernder, radialer Dehnung sich befanden. Zwar hat Hartig neuerdings (üb. d. Entwicklungsfolge und den Bau der Holzfaserwandung, Wien. Acad. 1870 Maiheft p. 7 des Separatabdruckes) die Behauptung aufgestellt, dass diese Mutterzellen nur für ein Jahr thätig sind, dann aber verholzen. Bei dicken Jahrringen indess, die aus zahlreichen Zellen in der Richtung des Radius bestehen, wären auch schon die Theilungen eines Jahres hinreichend, um die Wand zwischen den beiden Mutterzellen bedeutend zu verdicken, da, wie wir in Fig. 2. Tab. V. bei Reihe b. sehen, schon eine dreimalige Theilung genügt, um die tangentialen Wände der Mutterzelle 3—9 beträchtlich zu verdicken. Dicker wie hier findet man sie aber nicht im Cambium, von dem ich viele Hunderte von Schnitten von verschiedenen Bäumen untersucht habe.

Dafür, dass jede Bast- und Holzzellenreihe nur eine Mutterzelle im Cambium hat, durch deren Theilungen nach Aussen Bast nach Innen Holzelemente gebildet werden, spricht:

1) Dass die radialen Reihen des Holzes sich durch das Cambium in den Bast fortsetzen. Wären im Cambium zwei Mutterzellen, so müssten dieselben, wie Oben entwickelt, durch eine sehr dicke Wand von einander getrennt sein, was nicht der Fall ist. Mehr als zwei Mutterzellen wären überflüssig und deshalb unwahrscheinlich.

2) Wenn durch radiale Theilung der Cambiumzellen die Holzreihen verdoppelt werden, so verdoppeln sich auch die Bastreihen, so dass also die beiden Tochter-Holzreihen sich durch das Cambium in zwei Tochterbastreihen fortsetzen. Bei der Annahme einer Mutterzelle ist dies selbstverständlich, bei der Annahme von zwei oder mehr Mutterzellen tritt schon die besondere, also gezwungene Erklärung hinzu, dass sich in diesem Falle die beiden Mutterzellen einander entsprechen und sich gleichzeitig radial theilen.

3) Ich habe schon früher (bot. Zeitg. 1863 p. 117) für die Tracheiden angegeben, dass darin zuweilen stäbchenförmige Körper

nach Art von Leitersprossen von einer Wandung zur andern durch das Lumen ausgespannt sind. Diese Körper, natürlich aus Cellulose als Grundmasse bestehend, finden sich auch gar nicht so selten in den Holzzellen der Kiefer und sind dann einer ganzen radialen Holzreihe in der Weise eigenthümlich, dass sämtliche Holzzellen in derselben Höhe und in derselben Richtung diese Stäbchen zeigen. Bei glücklichen, radialen Schnitten habe ich dieselben durch mehrere Jahrringe desselben Präparates verfolgen können und ich zweifle nicht, dass sie zuweilen den ganzen Stamm in einer radialen Reihe durchsetzen. Diese stäbchenförmigen Körper nehmen ihre Entstehung im Cambium, wo sie die Mutterzellen, ebenso wie im Holze durchsetzen (Tab. VI. Fig. 1.) und also bei deren Theilungen von Vornherein in den Tochterzellen vorhanden sind. Da sich nun eine solche Stäbchenreihe aus dem Holze durch das Cambium in den Bast fortsetzt, (Tab. VI. Fig. 1 wo Zelle 15 schon dem Baste, Zelle 9—14 dem Cambium und Zelle 1—8 dem Holze angehören), so ist aus denselben Gründen die sub 2 angezogen sind, zu schliessen, dass die Holz- und Bastreihen aus derselben Zelle im Cambium entstanden sind.

Da es für das Verständniss des Cambiums von der grössten Wichtigkeit ist, zu wissen, dass dieselbe Zelle durch ihre fort-dauernde Theilungen bald Zellen für das Holz, bald Mutterzellen für das Cambium, bald Zellen für den Bast bildet, so war es nöthig, die entgegenstehenden Möglichkeiten ad absurdum zu führen, wie oben geschehen ist.

Ist nur eine Mutterzelle im Cambium für jede Holz- und Bastreihe vorhanden, so kann diese nur in der Weise thätig sein, dass von den beiden durch eine jeweilige tangentielle Theilung entstandenen Tochterzellen die obere zum Baste übertritt und die untere als Mutterzelle des Cambiums weiter fungirt, oder dass umgekehrt die untere von den Tochterzellen zum Holze übertritt, die obere dagegen die Rolle einer Mutterzelle des Cambiums weiter führt. Indem beide Fälle mit einander abwechseln, muss daraus nach Aussen und nach Innen Dauergewebe gebildet werden, welches sich zum Baste und Holze ausbildet. Sieht man dagegen gelungene Querschnitte genauer an, so findet man zunächst und am häufigsten, dass die Tochterzellen des Cambiums nicht einzeln (wie beim Korne), sondern meist zu zweien als Schwesterzellen vereinigt, zum Holze oder Baste übertreten (Tab. V. Fig. 2. Reihe a, 1 + 2 beim Holze 7 + 8 beim Baste; Reihe b, 1 + 2 beim Holze; Reihe c, 1 + 2,

3 + 4 beim Holze, 9 + 10 beim Baste; Tab. VI. Fig. 2, Reihe a, 2 + 3 beim Holze, 10 + 11 beim Baste; Reihe c, 1 + 2 beim Holze; Reihe e, 1 + 2 und 3 + 4 beim Holze, 7 + 8 beim Baste; Reihe f, 10 + 11 beim Baste; Reihe f, 1 + 2 beim Holze; Tab. VI. Fig. 3, Reihe a, 1 + 2 beim Holze, 7 + 8 und 9 + 10 beim Baste; Reihe b, 1 + 2, 3 + 4, 5 + 6 beim Holze, 9 + 10, 11 + 12 beim Baste; Reihe c, 1 + 2, 3 + 4 beim Holze, 9 + 10 beim Baste; Reihe d, 1 + 2, 3 + 4, 5 + 6 beim Holze, 10 + 11 beim Baste. Es geht daraus mit Nothwendigkeit hervor, dass sich die zum Holze oder Baste übertretenden Tochterzellen der Cambiummutterzelle noch einmal tangential theilen. Das Hauptgesetz der Zellbildung im Cambium ist also Folgendes: Von den beiden durch tangentielle Theilung der Cambiummutterzelle entstandenen Tochterzellen, verbleibt entweder die obere als Cambiummutterzelle, während die untere, sich noch einmal tangential theilend, als Zwillling zum Holze übertritt, oder es verbleibt von den beiden durch Theilung der Cambiummutterzelle entstandenen Tochterzellen die untere als Cambiummutterzelle, während sich die obere noch einmal theilt und als Zwillling zum Baste übertritt. Indem beide Fälle mit einander abwechseln, entstehen nach Aussen Zellzwillinge für den Bast, nach Innen für das Holz. Da sich die als Cambiummutterzelle verbleibende Tochterzelle der jedesmaligen Theilung gleichzeitig mit der zum Holze oder Baste übertretenden Tochterzelle weiter theilt, so wird man da, wo dieses Gesetz ganz rein hervortritt (Tab. VI. Fig. 2, Reihe c u. e; Fig. 3, Reihe b, Tab. V. Fig. 2, Reihe c.), die ganze radiale Reihe aus Zellzwillingen gebildet sehen und an der Grenze zwischen Holz und Bast eine Zelle, die sich zweimal in 4 Tochterzellen getheilt hat. Letztere ist nun die Cambiummutterzelle (Tab. V. Fig. 2, Reihe c, Zelle 5—8); von ihren beiden Tochterzellen wird die eine getheilte in diesem Falle Holzzwilling, die andere schon getheilte ist dagegen als fernere Mutterzelle des Cambiums zu betrachten. Bei der Hartig'schen Annahme zweier Mutterzellen für Bast und Holz müssten in diesem Falle (Tab. V. Fig. 2, Reihe c.) 5 + 6 und 7 + 8 die Mutter- für Holz und Bast sein; die Scheidewand zwischen Zelle 6 und 7 müsste sehr dick sein, während sie hier feiner ist, als bei den jungen Holz- und Bastzwillingen. Für die Annahme von drei Mutterzellen im Cambium endlich ist hier kein Raum, da die daneben gelegenen Zwillinge sich nicht mehr theilen, sondern zum Holze

und Baste als Dauerzellen gehören. Da also für die Annahme von 2 oder gar 3 Mutterzellen hier kein Raum gegeben ist, dagegen die hier vorliegende Thatsache nach meiner Auffassung ihre vollständige Erklärung findet, so ist sie als thatsächlich erwiesen zu betrachten.

Der eben dargestellte Fall ist das Grundgesetz; dazu kommen aber häufig auch noch Erweiterungen hinzu. Es geschieht nemlich nicht selten, dass sich von den beiden Tochterzellen, welche entweder zum Holze oder Baste als Zwilling übertreten, eine noch einmal theilt. Beim Holze ist es stets die äussere [Tab. V. Fig. 2, b,  $3 + (4 + 5)$ . Tab. VI. Fig. 3, Reihe c  $3 + (4 + 5)$ ]; beim Baste dagegen ist es meist die innere, welche sich noch einmal theilt [Tab. V. Fig. 1. Reihe c  $(11 + 12) + 13$ , Reihe d  $(17 + 18) + 19$ ; Tab. VI. Fig. 2, Reihe f  $(7 + 8) + 9$ ]. Zuweilen theilt sich indess beim Baste statt der innern die äussere Tochterzelle noch einmal, so Tab. V. Fig. 2, Reihe b  $10 + (11 + 12)$ . Endlich ist es auch nicht zweifelhaft, dass sich die zum Holze oder Baste übergehende Tochterzelle zweimal in 4 Tochterzellen theilen kann. So finden wir auf Tab. V. Fig. 1 bei der Reihe d, dass die Tochterzellen 5—12 aus einer einzigen Mutterzelle entstanden sind; man erkennt dies aus der relativen Stärke der Scheidewände: die Scheidewand die 8 und 9 von einander trennt, ist am stärksten und zuerst entstanden; die beiden Scheidewände, die 10 und 11 und 6 und 7 trennen, folgten, worauf die 4 Tochterzellen sich noch einmal durch die feinen Scheidewände von gleicher Stärke, also gleichem Alter in 8 Tochterzellen theilten. Offenbar sind die beiden innern Tochterzellenpaare, zum Holze bestimmt, das äusserste für den Bast und die beiden darauf folgenden  $(9 + 10)$  für eine folgende Theilung. Oder es könnten auch umgekehrt die 4 äussern Tochterzellen  $(9 + 10)$  und  $(11 + 12)$  zum Baste übergehen, das darauf folgende Paar die Theilungen weiter führen und das innerste Paar  $(5 + 6)$  zum Holze übertreten. Indess ist dieser Fall unwahrscheinlich, weil in der darauf folgenden Reihe c die Theilungen schon weiter nach Aussen vorgeschritten sind und es Regel ist, dass die Theilungen in den neben einander liegenden radialen Reihen gleichmässig vorwärts schreiten. Es ist mithin hier für die Reihe d  $9 + 10$  Cambium, für Reihe c Zelle  $(7 + 8)$ . Dass indess auch die zum Baste übertretende Tochterzelle sich zweimal theilen kann, lehrt Tab. V. Fig. 2, Reihe d, wo 5—8 durch zweimalige Theilung in 4 Tochterzellen entstanden sind. Dass diese Zellen zum Baste

gehören, ergibt sich daraus, dass sie schon ausserhalb der Cambiumlinie, welche bei Reihe c zwischen 5—8 liegt, sich befinden. Endlich kommt es beim Baste auch vor, wenn auch gewiss nur sehr selten, dass die zum Baste übertretende Tochterzelle sich noch häufiger als 2mal theilt und dass auf diese Weise die betreffende Bastreihe ein vom Cambium unabhängiges Leben führt. Ich habe dies in einem Falle mit Sicherheit nachweisen können. Es hatte sich die zum Baste übertretende Tochterzelle des Cambium zuerst radial getheilt, worauf sich aus diesen beiden Tochterzellen durch vielfache Theilung zwei radiale Bastreihen gebildet hatten, die auf die einfache Holzreihe, die jetzt allein vom Cambium aus weiter gebildet wurde, zuliefen. Dieser vereinzelte und gewiss sehr seltene Fall könnte der Hartig'schen Annahme zur Stütze dienen, wenn sich eben nicht nachweisen liesse, dass er eine Ausnahme ist.

Versuchen wir nun nach diesen Auseinandersetzungen eine längere aus einer Mutterzelle hervorgegangene Cambiumreihe zu deuten z. B. Tab. V. Fig. 2 bei Reihe b, wo die Zellen 3—9 ersichtlich aus einer einzigen Zelle entstanden sind. Das eigentliche Cambium ist hier bei 6 + 7 zu suchen, da es auch bei den Reihen a, c und d in dieser Richtung liegt; es ist also 3 + (4 + 5) durch doppelte Theilung in 3 Zellen entstanden, für das Holz bestimmt, 6 + 7 Cambium und 8 + 9 Bast. Es kommen natürlich auch Fälle vor, die sich aus dem Thatbestande gar nicht definitiv deuten lassen, so z. B. Tab. VI. Fig. 2, Reihe a. Hier ist offenbar (7 + 8) + 9, durch 2malige Theilung in 3 Zellen entstanden, für den Bast bestimmt, weil sie sich schon ausserhalb der Cambiumlinie, die bei Reihe b an 4 und 5 liegt, befinden. Die Zellen 4 + (5 + 6) sind ebenso durch doppelte Theilung in 3 Tochterzellen entstanden. Nimmt man hier an, dass (5 + 6) Cambium bleiben, so haben wir hier den noch nicht beobachteten Fall, dass eine Zelle einzeln (nemlich Zelle 4) zum Holze übertritt und es scheint diese Annahme die einzige zulässige, denn sollte sie getheilt werden, so müsste dies gleichzeitig mit ihrer Schwesterzelle (5 + 6) die schon getheilt ist, geschehen sein. Denselben Fall für den Bast haben wir bei derselben Figur in Reihe b, wo die Zellen (4 + 5) + 6 gleichfalls durch doppelte Theilung in 3 Zellen entstanden sind. (4 + 5) ist hier offenbar Cambium, also Zelle 6 als einzelne Zelle für den Bast bestimmt.

Natürlich kommen alle diese Modificationen vice versa bei derselben Cambiumreihe hervor und es ergibt sich aus der Combination

derselben eine grosse Mannigfaltigkeit der Zellfolgen, welche aber meistens darauf berechnet sind, viele Zellen in kurzer Zeit zu bilden. Bei sehr schwacher Entwicklung der Jahrringe mag wol die zweimalige, ja vielleicht selbst die einmalige Theilung der zu Dauerzellen bestimmten Tochterzellen des Cambiums ausbleiben, doch fehlen darüber noch Erfahrungen.

Um die weiteren Veränderungen der zum Holze übergetretenen Cambiumzellen zu verstehen, ist es zunächst nöthig, ihren Bau näher ins Auge zu fassen. Die Cambiumzellen des jungen Stammes sind bekanntlich (Sanio in Pringsheim's Jahrb. VIII. p. 419) sehr viel kleiner, als die der spätern Jahre und sind so wol die radialen als tangentialen Wände ziemlich gleich dünnhäutig. Indem nun fortdauernd durch tangential Theilung im Cambium die Zellenzahl vermehrt wird und die radialen Wandstücke der Mutterzellen bei den fortdauernden Theilungen nicht resorbirt werden, wachsen allmählig diese zu einer mehr oder weniger beträchtlichen Dicke heran (Tab. IX. Fig. 4b bei 1 u. 2). Da aber bekanntlich beim Weiterücken des Cambiums nach Aussen radiale Theilungen in den Zellen desselben eintreten, so werden natürlich die ältesten und dicksten radialen Wände der ersten Cambiumzellen des jungen Stammes oder Zweiges immer mehr durch nach dem Alter verschieden stark an den radialen Wänden verdickte Cambiumzellen von einander getrennt. Der Querschnitt durch das Cambium älterer Stämme zeigt also die radialen Wände der Cambiumzellen verschieden stark verdickt. Ist die Verdickung stärker, so kann man deutlich an dem radialen Wandstücke die doppelt contourirte Membran der Cambiumzelle von einer mittleren weicheren Substanz unterscheiden, welche gleichfalls aus Cellulose besteht und der Rückstand der Mutterzellhäute früherer Theilungen ist (Tab. IX. Fig. 4.).

Die erste Veränderung, die die aus dem Cambium zum Holze übergetretenen Zellen zeigen, besteht in radialer Streckung (Tab. VII. Fig. 3 bei der Gruppe c, die auf das Cambium b folgt). Durch diese Streckung wird die Form der tafelförmigen Zellen im Frühlingsholze zunächst quadratisch. Die dicken radialen Wandstücke verdünnen sich bei dieser Streckung allmählig; indem die mittlere, lockere Substanz allmählig resorbirt wird, rücken die eigentlichen Wandungen der jungen Holzzellen an einander (Tab. VII. Fig. 4a 1—3) und verschmelzen<sup>1)</sup> zuletzt, mit Ausnahme der Stellen, wo sich

1) Unter Verschmelzung verstehe ich hier natürlich nur eine so feste Vereinigung neben einander, dass eine Trennung weder sichtbar noch möglich ist.



3 oder 4 Zellen berühren, wo die lockere Substanz unresorbirt bleibt und den 3- oder 4eckigen Raum als Zwickel ausfüllt (Tab. VII. Fig. 4, b, 4). Häufig indess (und ein Beweis für die Resorption derselben überhaupt) wird auch hier die lockere Substanz resorbirt und es entsteht hier ein 3- oder 4eckiger Interzellularraum. Durch das Aneinanderrücken und Miteinanderverschmelzen der radialen Wände zweier radialen Zellreihen wird natürlich zwar die radiale Wand dünner und deshalb der tangentialen Wand der jungen Holzzelle an Dicke ähnlich; indess ist doch meist ein Unterschied in der Dicke auch nach vollendeter Streckung bemerkbar (Tab. VII. Fig. 3 bei c.). Während der radialen Streckung verdicken sich die tangentialen Wände der jungen Holzzellen nicht; an sehr guten Querschnitten durch das Frühlingsholz kann ich wenigstens kein deutliches Dickerwerden bemerken. Setzt man zu guten Querschnitten durch das Cambium und die darauf folgende junge Holzlage Chlorzinkjod, so färbt sich sowol das Cambium als die jüngste Holzlage stets hellblau mit einem schwachen Stich ins Violette (Tab. VII. Fig. 3, b u. c). Dagegen färbt sich die Zwischensubstanz der radialen Wandstücke violettroth (Tab. VII. Fig. 4 a u. b, 1 u. 2). Diese Blaufärbung der Cambiumzellen und jüngsten Holzzellen verschwindet sehr leicht bei Erwärmung des Objektträgers durch die Hand, ist überhaupt nicht dauerhaft und bald vorübergehend. Weiter nach Innen zeigt der Querschnitt unter Chlorzinkjod dagegen eine intensiv violette Färbung (Tab. VII. Fig. 3), welche viel beständiger ist, als die hellblaue Farbe der Cambium- und jüngsten Holzzellen. Diese dunkel violette Färbung gehört der secundären Verdickung an. Um hier ins Klare zu kommen, sind sehr feine Querschnitte nothwendig, welche man allein nach der von mir empfohlenen Methode (Pringsh. Jahrb. II. p. 105 u. bot. Zeitg. 1865 p. 170) erhalten kann. Am geeignetsten ist der äussere Theil des Frühlingsholzes der äussern Jahrringe alter Stämme (Tab. VII. Fig. 3) doch habe ich auch den innern Theil der Jahrringe auf die Entwicklung der Verdickung untersucht und dasselbe gefunden.

Gelungene Querschnitte unter Chlorzinkjod zeigen nun also, dass sich innerhalb der chemisch unveränderten hellblau gefärbten Membran der jungen Holzzelle eine neue, anfänglich äusserst zarte, nur als dunkelblaue Linie erscheinende Membran gebildet hat, welche sich von der primären Membran durch Weichheit und durch die dunkelviolette Farbe unter Chlorzinkjod auf's schärfste unter-

scheidet (Tab. VII. Fig. 3 bei d, Tab. VII. Fig. 4, b 2, a 3). Diese innere Haut hängt der ursprünglichen, äussern, ziemlich lose an und kann durch chemische Agentien von ihm abgezogen werden. Legt man nemlich Stücke des jungen Holzringes alter Kiefern in eine Lösung von zweifach chromsauren Kali für längere Zeit (in meinem Falle vom 2. August—14 October) und stellt dann Querschnitte dar, so findet man nach Zusatz von Chlorzinkjod, dass sich die Membran der Cambiumzellen und die daraus entstandene primäre Membran der jungen Holzzellen jetzt gelb färbt, als Zeichen einer chemischen Umänderung durch das zweifach chromsaure Kali; weiter nach Innen bemerkt man, dass der protoplasmatische gelb gefärbte Inhalt der Zellen von einem häutigen, verschrumpften, äusserst zarten Häutchen umgeben ist, welches ebenso violettblau gefärbt ist, als die oben beschriebene secundäre Zellhaut (Tab. VIII. Fig. 4). Durch diese Verschiedenheit des chemischen Verhaltens im frischen Zustande und nach der Behandlung mit zweifach chromsauren Kali wird bewiesen, dass die Cellulose der secundären Verdickung völlig verschieden ist von der Cellulose der Cambiumzellen und der daraus entstandenen primären Membran der jungen Holzzellen. Das plötzliche Auftreten dieser secundären Verdickung und ihre Trennbarkeit von der primären Membran beweisen auf's schärfste, dass sie eine Neubildung ist und keineswegs durch chemische Sonderung aus der primären Membran entstanden. Denn sonst müsste man jedenfalls Uebergänge in der Farbe finden, was nicht der Fall ist.

Das Auftreten dieser secundären Haut erfolgt nach der Stärke der Vegetation früher oder später; bei sehr üppiger Bildung der Jahrringe im Frühlingsholze ist die Schicht junger Holzzellen, welche von dieser secundären Ablagerung noch keine Spur zeigen mehr oder weniger breit (Tab. VII. Fig. 3 c.), im Herbstholze dagegen (Tab. VIII. Fig. 1 c.) und im engringigen Astholze besteht sie nur aus 1—2 Zellen. Ferner tritt diese secundäre Ablagerung bei demselben Querschnitte nicht gleichzeitig in allen gleichweit vom Cambium entfernten jungen Holzzellen ein, sondern früher oder später (Tab. VII. Fig. 3 d), so dass die äussere Umrisslinie der Zellschicht, welche die ersten Spuren dieser Verdickung schon zeigt, eine unregelmässige ist.

Die vollständige Resorption der Zwischensubstanz in den radialen Wänden der jungen Holzzellen, wodurch die primären radialen Membranstücke der jungen Holzzellen aneinandertreten,

erfolgt bald nach dem Auftreten der secundären Verdickung (Tab. VII. Fig. 4, wo bei b 2 die secundäre Membran schon vorhanden, die Zwischensubstanz aber noch nicht resorbiert ist und a 3, wo die Resorption schon grösstentheils vollzogen ist).

Die primäre unter Chlorzinkjod hellblaue Membran der jungen Holzzellen ist um die Zeit, wenn sich die secundäre unter Chlorzinkjod dunkel violettblaue Membran bildet, dünner als später; sie verdickt sich allmählig mit dem Dickerwerden der secundären Haut (Tab. VII. Fig. 4 b 3—6; a 3—6). Da sie vom Inhalte durch die secundäre Haut abgeschlossen ist und sie ebenso wenig durch Hinzutreten der äussern Theile der secundären Haut sich verdickt, weil beide von Anfang an chemisch verschieden sind und eine chemische Umänderung der äussern Theile der secundären Haut in die Cellulosemodification der primären Haut durch Chlorzinkjod sichtbar werden müsste, so ist damit bewiesen, dass sie durch Intussusception sich verdickt. Ist dies für die primäre Haut festgestellt, so folgt dasselbe auch für die secundäre Verdickung, die zunächst als Ganzes immer dicker wird (Tab. VII. Fig. 4, b 2—6, a 3—5).

Im Frühlingsholze des Stammes (wenigstens bei normal wachsenden Bäumen) erfolgt die Verholzung der primären Membran stets später, als die Bildung der secundären Verdickung; sie tritt zuerst in den Ecken auf, wo sich die Zwickel der anfänglich aus Cellulose bestehenden Zwischensubstanz befinden, welche durch diese Verholzung in die bekannten 3- oder 4eckigen Intercellularsubstanz-zwickel umgewandelt werden. Durch Chlorzinkjod werden die ersten Spuren der verholzenden Cellulose durch die gelbe Farbe gekennzeichnet (Tab. VII. Fig. 4, b 3, a 3, Fig. 3 bei d). Von den Ecken aus greift nun die Verholzung zunächst auf die radialen Wandstücke der primären Membran weiter, welche, durch Chlorzinkjod zuerst hellblau gefärbt (Tab. VIII. Fig. 2, a 3), sich jetzt durch dieses Reagens zuerst grün und dann gelb färben (Tab. VII. Fig. 4 b 4—6, a 3—5, Fig. 3 bei d). Später noch verholzen auch die tangentialen Wandstücke, sich durch Chlorzinkjod in gleicher Weise zuerst grün und dann gelb färbend (Tab. VII. Fig. 4 a 5 u. 6). Anders habe ich es im Herbstholze gefunden, wo die Zellbildung schwächer ist und die Anfänge der Verholzung vom Cambium nur durch wenige unverholzte Holzzellen getrennt sind. Hier erfolgt die Verholzung der primären Membran früher als das Auftreten der secundären Haut (Tab. VIII. Fig. 2 a 2 u. 3, b 1 u. 2, wo bereits

die Zellecken verholzt sind und sich deshalb durch Chlorzinkjod gelb färben, während die secundäre Haut erst in der nächst folgenden Zelle a 4 und b 4 auftritt). Die gelbe Farbe der Zellecken tritt hier bis an den innern Rand der primären Membran heran und es ist mit Sicherheit wahrnehmbar, dass hier beim Auftreten der Verholzung von der secundären Verdickung noch Nichts vorhanden ist, deren erste Spuren sich von der gelben Farbe der primären Haut noch schärfer als im Frühlingsholze durch ihre violette Farbe absetzen (Tab. VIII. Fig. 2 a 4 u. b 3). Dasselbe gilt von der der Herbstholzbildung entnommenen Fig. 1, Tab. VIII. wo die primäre Membran der Zellen x bereits verholzt ist, während die ersten Spuren der secundären Verdickung erst in den nächstfolgenden Zellen sichtbar sind. Aus den durch Intussusception wachsenden und dann verholzenden primären Membranen bildet sich das gelbliche Netzwerk zwischen den Holzzellen des fertigen Holzes (Tab. VIII. Fig. 1 g); die Farbe, die dasselbe durch Chlorzinkjod annimmt, ist stets reiner gelb, als die der verholzten secundären Verdickung.

Nachdem die secundäre Haut, aus der sich die Hauptmasse der Holzzellenmembran, die secundäre Verdickung der Anatomen, bildet, durch Intussusception gewachsen (Tab. VII. Fig. 4, a 3—5), fangen sich ihre äussern Theile an, chemisch zu modificiren und färben sich dann durch Chlorzinkjod statt violettblau, violettroth (Tab. VII. Fig. 4 a b; Tab. VIII. Fig. 1, e). Während nun der innere, violettblaue Theil durch Intussusception weiter wächst und sich dadurch das Zelllumen immer mehr verengert, verändern sich die äussern Theile chemisch weiter und färben sich dann durch Chlorzinkjod immer deutlicher, aber im andern Tone als die primäre Membran gelb (Tab. VIII. Fig. 1 f). Diese chemische Umbildung der anfänglich durch Chlorzinkjod violetten secundären Verdickung, die sich dem Auge bemerkbar macht durch den Farbenübergang von violettblau zu violettroth und dann durch ein schmutziges Roth ins Bräunlichgelbe, erfolgt also in der Richtung von Aussen nach Innen, das Wachsthum durch Intussusception in derselben Richtung, aber stets nur in dem innern Theile der secundären Verdickung, während die äussern sich daran nicht mehr betheiligen und nur eine chemische Umwandlung erleiden. Der innerste Theil der secundären Verdickung setzt sich nach vollendeter Ausbildung der Holzzellen als dünnes Häutchen mehr oder weniger deutlich ab, ist aber gleichfalls verholzt, wie ich dies Schacht gegenüber

(bot. Zeitg. 1860 p. 202) festgestellt und trotz dem Widerspruche von Dippel (bot. Zeitg. 1860 p. 361) für die Hauptmasse des Kiefernholzes aufrecht erhalte. Nur bei den innern Jahrringen (ungefähr dem 3—9.) der Basis von Stämmen, wo diese Schicht stärker entwickelt ist (cf. Sanio in bot. Zeitg. 1860 p. 203) und wo auch die Verholzung eine schwächere ist, gelingt eine Blaufärbung dieses innersten Häutchens.

Die fertige Holzzeile lässt also 3 Membranen unterscheiden, nemlich die primäre, welche das gelbliche Netzwerk bildet und durch Chlorzinkjod am meisten gelb gefärbt wird, die secundäre Ablagerung durch Chlorzinkjod bräunlich-gelb gefärbt, und die tertiäre, dünne Innenauskleidung. Während die secundäre Membran von der primären Membran scharf verschieden und eine Neubildung ist, ist das tertiäre Häutchen nur der innerste Theil der secundären Membran, der sich von ihr optisch und auch chemisch aber nicht genetisch unterscheidet. Dass die Verholzung der Cellulose auf einer chemischen Veränderung derselben beruht und also auf Kosten derselben erfolgt, habe ich schon längst (bot. Zeitg. 1860 p. 203) erwiesen und verweise ich auf jene Abhandlung.

Nach der gewöhnlichen Annahme wird bei der Maceration in chloresurem Kali und Salpetersäure das primäre Netzwerk in die beiden zu den Nachbarzellen gehörigen Blätter getrennt und durch Auflösung eines nur zwischen 3 oder 4 Zellen sichtbaren Zwischenkittes die einzelnen Zellen von einander trennbar. Diese Annahme ist keineswegs richtig. Macerirt man feine Querschnitte im Uhrglase in chloresurem Kali und Salpetersäure (im Sommer bei hoher Temperatur etwa 24 Stunden) und setzt dann zu den ausgewässerten Präparaten Chlorzinkjod, so färbt sich die primäre Membran (das gelbliche Netzwerk) hellviolett, die secundäre Ablagerung dagegen dunkelviolett (Tab. VII. Fig. 1). Zerzt man ein solches Präparat mit der Nadel oder durch Druck auf das Deckglas, so gelingt es zuweilen die secundäre Ablagerung von der primären Membran zu trennen (Tab. VII. Fig. 2) und man überzeugt sich deutlich, dass sie dieselbe Membran ist, welche bei dem sich entwickelnden Holze vor der Bildung der secundären Verdickung die Membran der jungen Holzzeile vorstellt. Eine Trennung dieser Membran in zwei Blätter gelingt nie; wenn Wigand (bot. Untersuchungen p. 79) und ich (bot. Zeitg. 1860 p. 209) dieses behauptet haben, so liegt hier ein Irrthum zu Grunde. Die äusserste Schicht der secundären Ablagerung setzt sich nemlich, wenn die Zellen trennbar werden,

etwas von der darauf folgenden Hauptmasse der Verdickung ab (Tab. VII. Fig. 2) und wenn man das durch das Macerationsverfahren seiner Hauptmasse, des Holzstoffes, beraubte und deshalb nur schwer sichtbare primäre Netzmark übersieht, so ist man geneigt, diese äusserste Schicht der secundären Ablagerung als primäre Membran also dem Netzwerke angehörig, anzusprechen. Bei weiterer Maceration wird dieses primäre durch die Maceration zuerst des Holzstoffes beraubte Netzwerk aufgelöst und die Zellen werden dann von einander frei. Bei den durch Maceration isolirten Zellen ist also von der primären Membran, welche das Netzwerk bildet, Nichts mehr vorhanden; der grösste Theil derselben war in Holzstoff verwandelt und wurde durch das chlorsaure Kali und Salpetersäure oxydirt, der schwache Rest von Cellulose, der bei Vorsicht nachweisbar ist (Tab. VII. Fig. 1 u. 2) löst sich darauf bei Fortsetzung des Macerationsverfahrens früher als die dichtere, weniger verholzte secundäre Ablagerung auf und dadurch werden die Zellen frei. Dass auch die secundäre Ablagerung sich zuletzt durch chlorsaures Kali und Salpetersäure auflöst, ist bekannt.

Bei der Holzzellenbildung betheiligen sich also zwei Membranen, die selbstständig von einander entstehen, die eine im Cambium, die andere innere, wenn die Cambiumzellen zum Holze übergetreten sind und sich erweitert haben. Beide Membran sind chemisch von einander scharf verschieden, indem sich die äussere durch Chlorzinkjod hellblau, die innere dunkel violettblau färbt. Beide wachsen durch Intussusception in der Dicke, die äussere nur wenig, die innere stärker und im Herbstholze sehr stark. Indem die äussere, primäre Membran verholzt, verändert sich der grösste Theil ihres Cellulosegehaltes in Holzstoff und erscheint sie dann im fertigen Holze als gelbliches Netzwerk, die innere dagegen verholzt allmählig von Aussen nach Innen und wächst unterdessen in ihren innern Theilen durch Intussusception weiter bis sie ihre gesetzliche Dicke erlangt hat. Der innerste Theil dieser Verdickung setzt sich etwas optisch und chemisch von dem äussern dicksten Theile ab und stellt die tertiäre Innenauskleidung der fertigen Holzzelle vor ist aber gleichfalls verholzt. Bei der Maceration werden die Zellen nicht durch Trennung des primären Netzwerkes in 2 Blätter frei, sondern durch Auflösung derselben. Die Inter-cellularsubstanzwickel endlich entstehen aus der Zwischensubstanz der radialen Wandstücke der Cambiumzellen, bestehen anfangs aus Cellulose, den Resten der Mutterzellhäute vorhergegangener Thei-

lungen, verholzen aber zuletzt und zwar am stärksten, indem sich der grösste Theil ihres Cellulosegehaltes in Holzstoff verändert. Deshalb ist es am schwersten in diesen Zwickeln die Cellulose-reaktion wieder herzustellen; indess ist mir auch dieses gelungen an Querschnitten, die zuerst bei hoher Sommertemperatur 24 Stunden hindurch mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure behandelt, dann in Chlorzinkjod mehrmals gekocht waren, nach Zusatz von Chlorzinkjod zu dem erkalteten Präparate.

So, wie oben geschildert, bildet sich die Verdickungsmasse der Holzzellen in dem grössten Theile des Stammes, in den Wurzeln und den obern Astseiten. Die untere Astseite der Kiefern- und noch deutlicher der Fichtenäste erscheint schon für das blosse Auge abweichend, ist rothbraun gefärbt, hart und spröde. Ich habe schon früher (bot. Zeitg. 1860 p. 203) bei *Picea vulgaris* die sehr abweichende Verdickungsweise der Holzzellen auf der untern Astseite beschrieben. Darnach bestehen hier die Holzzellen nicht allein aus einer primären Membran (dem gelblichen Netzwerke) und einer secundären, gleichartigen Ablagerung, sondern aus 5 deutlich von einander geschiedenen Schichten (Tab. VIII. Fig. 3 a 6 b 8, c 7, d 7, e 7) nemlich 1) dem gelblichen Netzwerke, 2) einer schmalen röthlichen Lage, durch deren stärkere Entwicklung in den Ecken die folgende Lage abgerundet wird, 3) einer schmalen gelblichen Membran, die in ihrem optischen und chemischen Verhalten der primären Membran ähnlich ist und bei der Isolirung der Holzzellen durch Maceration in chlorsaurem Kali und Salpetersäure nach Auflösung der beiden äusseren Lagen die äussere Umgrenzung der isolirten Zellen bildet, 4) aus einer stärkeren Lage, die die Beschaffenheit der secundären Ablagerung in regelmässig verdickten Zellen hat und 5) aus einem dünnen Häutchen, welches die Verdickung innen begrenzt und identisch ist mit der tertiären Innenauskleidung regulär verholzter Zellen.

Durch Chlorzinkjod färbt sich die äusserste und dritte Membran gelb, die zweite schwächer wie die vierte braun (Tab. VIII. Fig. 3). Ich nenne diese Verdickungsweise, die auf der Unterseite der Aeste von Kiefern und Fichten ganz allgemein ist, eine differenzirte und derartige Zellen differenzirt verholzt, weil sich hier durch den Verholzungsprocess die sonst gleichförmige Verdickung, in mehrere Lagen differenzirt hat. Im Stamme der Kiefern findet sich diese Verdickungsweise allgemein in den ersten Jahrringen am untern (Stamm-)Ende, wo sie meist in besondern Bändern stärker ver-

dicke Zellen, die sogar im Frühlingsholze vorkommen, auftritt. Weiter nach dem Zopfende wird sie seltener, ist dagegen häufig im Stamme zwischen den Wipfelästen zu finden, als Fortsetzung des rothgefärbten Astholzes. Stammquerschnitte unterhalb der dickern Aeste der Krone zeigen den Aesten entsprechend rothbraune Stellen, die Nichts Anderes, als eine Fortsetzung des rothen Astholzes in den Stamm sind und gleichfalls differenzirt verholzte Zellen führen.

Bei dem von mir untersuchten, am 1. August 1867 geschnittenen Aste liegen zwischen Cambium und den ersten Spuren der Verholzung nur 1—2 unverholzte, zartwandige Zellen, deren Membran sich mit Chlorzinkjod hellblau färbt (Tab. VIII. Fig. 3). Vor dem Beginn der Verholzung werden ihre Wandungen etwas stärker und stellen dann den Theil der fertigen Holzzelle vor, welcher das Netzwerk bildet. Die Verholzung tritt zuerst an den Ecken auf, indem sich hier ein grünlicher Farbenton einstellt; darauf färben sich zuerst die innern und dann die äussern Wandstücke grünlich, (Tab. VIII. Fig. 3 e 1). Später noch verändert sich das Grün in Gelb (Tab. VIII. Fig. 3 d 1, c 2, b 2). Darauf bemerkt man, dass sich auf der Innenseite der verholzenden primären Zellmembran ein sehr zartes Häutchen gebildet hat, welches sich durch Chlorzinkjod violett färbt (Tab. VIII. Fig. 3 a 1, d 2, e 2). Dieses Häutchen ist die erste Anlage der Verdickung und völlig identisch mit der secundären Haut regulär sich bildenden Holzes. Dieses Häutchen verdickt sich zunächst um ein Mehrfaches (Tab. VIII. Fig. 3 a 2, e 3) und sondert sich dann in 2 Lagen, eine äussere, die sich violettroth färbt und eine innere violettbleibende und durch Intussusception weiter wachsende (Tab. VIII. Fig. 3 a 3, b 5, c 4, d 3 u. 4). Indem nun die violettrothe Schicht auf Kosten der innern violetten, von der immer mehr äussere Theile die violettrothe Farbe annehmen, dicker wird, tritt in ihr eine neue Sonderung ein, welche zuerst und am deutlichsten in den Zellecken bemerkbar wird. Der äussere Theil derselben nimmt nemlich eine hellröthliche Farbe an und ist dann als ausgebildet zu betrachten, da er später sich nicht mehr verändert (Tab. VIII. Fig. 3 a 4, b 6, c 5, d 5, e 5). Indem nun die violettrothe Schicht, natürlich wieder auf Rechnung der innern violetten, wieder an Stärke gewinnt, sondert sich ihr äusserer Theil, jenem hellröthlichen zuerst ausgeschiedenen Theile der secundären Ablagerung anliegend, als eine gelb gefärbte Membran aus, und zwar auch hier zuerst deutlich



den Zellecken gegenüber in die Erscheinung tretend, später aber eine geschlossene Membran von der Stärke und Färbung des primären Netzwerkes vorstellend (Tab. VIII. Fig. 3 a 5, b 7, c 6, d 6, e 6). Der innerhalb dieser gelben Membran gelegene Theil der secundären Ablagerung, beim ersten Auftreten jener aus einer violettrothen äussern und einer violetten innern Schicht bestehend, lässt darauf eine dreifache Lage erkennen, indem sich die violettrothe Schicht in eine äussere röthliche und eine innere zunächst violettroth verbleibende Schicht sondert (Tab. VIII. Fig. 3 a 5, b 7, c 6, d 6, e 6)<sup>1)</sup>. Indem nun jene röthliche Schicht auf Kosten dieser violettrothen immer mehr an Stärke gewinnt, und letztere, nemlich die violettrothe, zuletzt ganz die Beschaffenheit jener röthlichen Schicht annimmt, d. h. sich durch Chlorzinkjod schliesslich braungelb färbt, verholzt auch die innerste violette Schicht und färbt sich dann gelb (Tab. VIII. Fig. 3 a b, b 8, c 7, e 7). Also auch bei differenzirter Verholzung theilnehmen an der Bildung der Zellmembran nur zwei selbstständige Membranen, nemlich die primäre Membran, die das Netzwerk bildet und die secundäre Verdickung, die sich auch hier von der primären vor der Verholzung durch die violette Farbe unter Chlorzinkjod unterscheidet, und durch chemische Modification und Differenzirung die 4 verschiedenen Schichten bildet.

Sämmtliche Angaben über die Farbenänderungen in der sich bildenden Holzzellenmembran beziehen sich natürlich stets auf solche Präparate, die mit Chlorzinkjod, ohne dessen Anwendung eine klare Einsicht unmöglich ist, gefärbt waren.

Das Hauptresultat obiger Erörterungen über die Bildung der Verdickungsschichten steht in schroffem Gegensatze zu der Theorie Hofmeisters über die Verdickung der Zellmembran. (phys. Bot. I. p. 211). Nach Hofmeister, der in Naegeli einen Vorgänger hatte, ist die Ansicht Mohls, dass die secundäre Verdickung eine Neubildung innerhalb der primären ist, unrichtig; es sind vielmehr nach seiner Ansicht beide Schichten, die primäre und secundäre, durch Differenzirung aus derselben Membran entstanden. Allerdings ist Mohl's Ansicht, dass sämmtliches Dickenwachsthum der Zellmembran bloß durch Apposition erfolge, nicht richtig, ebenso wenig aber auch die Ansicht der Neuern, welche die ganze Membran stark verdickter Zellen nur durch Intussusception und Differenzirung entstehen lassen, richtig. Das Wahre liegt

1) Diese Sonderung ist bei dem Farbendrucke nur bei a 5 etwas berücksichtigt, bei den übrigen Zellen aber nicht zum Ausdrucke gekommen.

auch hier wieder in der Mitte: Durch Neubildung entstehen zwei in einander geschachtelte Membranen, durch Intussusception wachsen dieselben in der Dicke. Absolut beweisend sind hier jene Holz-zellen, bei denen sich die secundäre Haut erst nach Verholzung der primären bildet, trotzdem aber aus reiner Cellulose besteht und noch dazu in einer andern Modification, als sie der primären Membran je zukommt. Auch zweifle ich nicht, dass das, was ich beim Kiefernholze gefunden, allen verholzten und verkorkten Membranen zukommt, bei denen sich 2 Lagen, eine primäre und secundäre, unterscheiden lassen.

Der Inhalt der Cambium- und jungen Holzzellen ist protoplasmatisch und fehlen ihm stets die körnigen Bildungen, wie Stärke, Chlorophyll etc. Da er bei der Präparation frischen Holzes herausfließt und man deswegen über seine Anordnung, wie auch über die Lage des Zellkerns keine Auskunft erhält, so muss man, die zu präparirenden Stücke von Cambium und jungem Holze zuerst in starken Spiritus einige Wochen hindurch legen. Das Protoplasma gerinnt dann so fest, dass es beim Schneiden nicht herausfällt. Man erfährt dadurch, dass es eine peripherische Anordnung hatte und als geschlossener Sack das vorstellte, was Mohl Primordialschlauch genannt hatte. Der Zellkern nimmt die Mitte der Zelle ein und füllt im Cambium den schmalen, radialen Durchmesser der Zellen ganz aus. Seiner Form nach ist er langgestreckt, die längere Achse der Faserrichtung gleichlaufend; die Zahl der Kernkörperchen beträgt 3—4, aber auch mehr.

Gehen wir jetzt zur Entwicklungsgeschichte des Hoftüpfels<sup>1)</sup> über. Die Schwierigkeiten, die sich einer klaren Einsicht in die Entwicklungsgeschichte und in die Bauverhältnisse des Hoftüpfels entgegenstellen, sind so vielfacher Art, dass es nicht zu verwundern ist, wenn selbst jetzt noch keine feste Ansicht festgestellt ist. Ich habe zu wiederholten Malen diese Frage einer Untersuchung unterworfen und kann jetzt darüber folgende sichere Mittheilungen machen, durch die sämtliche Schwierigkeiten aufgehoben werden.

Untersucht man hinreichend zarte Radialschnitte durch die Cambiumschicht und das junge Holz, die durch Kochen in Essigsäure vom Protoplasma befreit sind, so bemerkt man, dass die Cambiumzellen und die nächstfolgenden noch wenig erweiterten,

1) Dieses dürfte die zweckmässigste Bezeichnung für den behöften Tüpfel sein.

jungen Holzzellen (Tab. IX. Fig. 1 a u. b) gleichförmige, glatte Wandungen haben. Lange vor der vollendeten Erweiterung der Holzzellen bemerkt man auf den radialen Wänden weite, rundliche Stellen, die sich durch ihr optisches Verhalten, als Verdünnungen der Membran herausstellen (Tab. IX. Fig. 1 c, d). Indem sich weiter nach Innén die Holzzellen erweitern, vergrössern sich auch diese verdünnten Stellen (Tab. IX. Fig. 1 e u. f). Während diese Verdünnungen in der Membran seitlich, d. h. in horizontaler Richtung allmählich in den stärker verdickten Theil übergehen (Tab. IX. Fig. 1), grenzen sie sich Oben und Unten scharf ab und erscheinen hier sogar zuletzt mit doppelten Umrissen (Tab. IX. Fig. 1, e, f). Häufig liegen diese Verdünnungen so nahe an einander, dass die sie trennenden verdickten Stellen als Querleisten erscheinen (Tab. IX. Fig. 2). Derartige Bildungen hat bereits Unger (bot. Zeitg. 1847 Tab. V. Fig. 3) gesehen, aber nicht zu deuten gewusst. Untersucht man diese Bildung im Tangential-schnitte, so erscheinen diese Querleisten als knotenförmige Verdickungen der Membran zweier Nachbarzellen, während die Verdünnungen als zarte Scheidewände sich ausweisen. Zur Untersuchung eignet sich am besten das Frühlingsholz von der Basis alter Kiefern, weil hier alles viel grösser und deutlicher ausgeprägt ist, als bei jungem Holze. Doch habe ich auch an Kusseln (3. u. 7ter Jahrring) diese Frage studiert. Die nachfolgenden Mittheilungen beziehen sich, wo nicht anders bemerkt ist, auf die Stammbasis alter Kiefern.

Sollten diese verdünnten Stellen in einer localen Verdickung der jungen Holzzellen, welche an den Stellen der Verdünnung ausgeblieben, ihren Grund haben, so müsste man annehmen, dass sich zunächst durch Streckung die vom Cambium her mehr oder weniger dicken radialen Wandungen bis zur Feinheit der Scheidewand dieser Verdünnungen verdünnt haben, worauf dann durch eine nachfolgende Verdickung, die an den verdünnten Stellen ausblieb, die Querleisten oder das mehr oder weniger breite Wandstück zwischen den Verdünnungen sich bildete. Einer solchen Annahme ist aber schon der Umstand entgegen, dass diese verdünnten Stellen schon zu einer Zeit auftreten, wo die Zellen sich nur wenig gestreckt haben (Tab. IX. Fig. 1 c). Der Querschnitt endlich widerlegt diese Vermuthung vollständig. In Tab. IX. Fig. 4 habe ich zwei junge Holzreihen von einer solchen Stelle abgebildet, wo die radialen Wandstücke der Cambiumzellen besonders dick waren.

In der Reihe b folgt auf die Zelle 1 deren nicht abgebildete gleichfalls schon zum Holze gehörige Schwesterzelle und unmittelbar auf diese die Cambiumlage. Zelle 1 ist also vom Cambium nur durch eine Zelle getrennt und da sie noch wenig erweitert ist, so haben ihre radialen Wandungen fast noch die Dicke, wie im Cambium. Die radialen Wandstücke dieser Zelle lassen deutlich am Rande den zur jungen Holzzelle gehörigen Theil von grösserer Dichtigkeit von einem lockern mittlern Theile unterscheiden, den ich schon oben als Zwischensubstanz beschrieben habe. Diese eigenthümliche, wie schon Oben auseinandergesetzt, optisch und chemisch hervortretende Beschaffenheit der radialen Wandstücke lässt sie in der ganzen Reihe als mit einander identisch erkennen. (Tab. IX. Fig. 4 a 1 u. a 6). Da nun einerseits, (wie in Tab. IX. Fig. 4 Reihe a) zwischen Zellen mit dicken radialen Wandstücken solche mit dünnen liegen und andererseits durch unmittelbare Wahrnehmung nachzuweisen ist, dass die vor und hinter den dünnen radialen Wandstücken gelegenen dicken Wandstücke durchaus mit einander identisch, d. h. schon im Cambium entstanden sind (Tab. IX. Fig. 4 Reihe a Zelle 1 u. 6), so folgt daraus, dass die Verdünnung bei den dazwischen gelegenen Wandstücken nicht von einer localen Dehnung herrühren kann, weil sonst die dahinter gelegenen Zellen gleichfalls dünnwandig sein müssten.

Wäre die Vermuthung richtig, dass sich die radialen Wände zuerst durch Ausdehnung bis zur Feinheit der Scheidewand dieser verdünnten Stellen verdünnten und dass sich dann die jungen Holzzellen von Neuem verdickten, mit Ausnahme der Stellen, die als Verdünnungen hervortreten, so müsste in dem jungen Holze unter dem Cambium sich zunächst eine Stelle bemerkbar machen, an der die radialen Wände sämmtlich dünnwandig geworden sind; weiter nach Innen müssten dann sämmtliche Wände der jungen Holzzellen wieder an Dicke zunehmen mit Ausnahme der Stellen, die verdünnt bleiben sollen. In der Schicht, in der die Dehnung stattfände, die also unmittelbar unter dem Cambium läge, müsste man nur dünne radiale Wandstücke finden, weiter nach Innen dagegen müsste der Querschnitt, weil hier wieder die Verdickung, durch welche die tüpfelartigen Verdünnungen sich bilden sollten, eingetreten, die radialen Wandstücke im Wechsel dick- und dünnwandig zeigen, je nachdem eine verdickte oder unverdickt gebliebene Stelle durchschnitten ist. Es müssten ferner, sobald die Dehnung eingetreten ist, bei jeder Zelle beide radiale Wandstücke verdünnt sein.

Was zunächst die letztere Forderung anbetrifft, so kann man sich auf jedem Querschnitte vom Gegentheile überzeugen; so ist in Tab. IX. Fig. 4 Reihe b bei der Zelle 4 das untere Wandstück bereits verdünnt, während das obere noch dickwandig ist. Dabei ist Zelle 4 ebenso gross als Zelle 3 derselben Reihe, wo die radialen Wände noch beiderseits dickwandig sind. Man könnte nun einwenden, dass die Ungleichheit in der ursprünglichen Dicke der beiderseitigen radialen Wände Veranlassung zu einer nicht gleichzeitigen Verdünnung gewesen; indess Diesem widerspricht einerseits die Thatsache, dass bei dieser Reihe (Tab. IX. Fig. 4 b) die radialen Wandstücke im Cambium wirklich beiderseits gleich dick sind, andererseits die Beschaffenheit der nachfolgenden Zelle 6 derselben Reihe b. Obwol diese Zelle noch einmal so weit ist als Zelle 4, so ist ihr unteres Wandstück, doch noch dick, wie im Cambium, während bei der gleichweiten Zelle 7 das untere Wandstück wieder so dünn ist, als in Zelle 4. Dehnung hat hier also unmöglich diese Verdünnung herbeiführen können. Dasselbe gilt von Zelle 6 der Reihe a, die unten ein ebenso dickes radiales Wandstück zeigt, wie im Cambium, während die dazwischen gelegenen Zellen schon dünne radiale Wandstücke zeigen. Hätte Dehnung die Verdünnung herbeigeführt, so müsste auch die Zelle 6 ebenso verdünnte radiale Wände haben, wie die dazwischen gelegenen Zellen. Noch stärker ausgeprägt ist dieses Hineingesprengtsein eines dünnen Wandstücks mitten zwischen dickwandige bei Tab. IX. Fig. 5, wo in der Reihe b Zelle 1 und 3 auf einer Seite mitten zwischen dicken radialen Wandstücken eine dünne Wand zeigen.

Die Untersuchung einer grössern Reihe gelungener Querschnitte meiner Sammlung hat mir ferner gezeigt, dass es unter dem Cambium keine Schicht giebt, die zunächst durch Dehnung ihre radialen Wandstücke bis zur Feinheit der Scheidewand der verdünnten Stellen verdünnte, man findet vielmehr stets, dass dicke und dünne Wandstücke mit einander abwechseln, wie es in Tab. IX. Fig. 5 abgebildet ist, oder man findet an einzelnen Stellen mehrere hinter einander gelegene Zellen einer oder einiger radialer Reihen mit dünnen radialen Wandstücken, während die davor und dahinter gelegenen Zellen wieder dicke radiale Wandstücke führen, wie dies schon in Tab. IX. Fig. 4 hervortritt. Beide Arten des Vorkommens findet man bei demselben Präparate ohne Ordnung abwechselnd. Dass ferner die dicken, radialen Wandstücke, die hinter

den dünnen liegen, aus dem Cambium herkommen und nicht etwa durch eine spätere Verdickung entstanden sind, geht einerseits, wie schon bemerkt, aus der Identität ihres Baues mit den radialen Wandstücken im Cambium hervor, andererseits folgert es sich daraus, dass eine Verdickung der zum Holze übergetretenen Cambiumzellen vor der Bildung des Hoftüpfels an den tangentialen Wänden nicht nachgewiesen werden kann. Letztere, die durch die radiale Dehnung nicht alterirt werden, sind in der Schicht zwischen dem Cambium und den ersten Anfängen der Hoftüpfelbildung, von einander nicht anders an Dicke verschieden, als wie sie schon im Cambium gewesen sind, wo natürlich die tangentiale Wand der Mutterzelle dicker ist, als die Scheidewand der darin entstandenen Tochterzellen (cf. Tab. V. Fig. 2.).

Es können also diese verdünnten Stellen nur durch Resorption eines Theiles der radialen Wandung entstanden sein. Man bemerkt nun an Querschnitten bei hinreichender Dicke des radialen Wandstückes, dass sich an dem Rande einer solchen Verdünnung der mittlere lockere Theil der radialen Wandstücke keilförmig zuschärft (Tab. IX. Fig. 4 Reihe a Zelle 3 unteres Wandstück, ebenso Reihe b Zelle 5 unteres Wandstück) und dass die eigentlichen Membranen der betreffenden Nachbarzellen an einander rücken und die Verdünnung bilden. Die optische Beschaffenheit der Cellulose in den Verdünnungen ist ganz identisch mit der der eigentlichen Zellmembran an den verdickten Stellen und verschieden von der lockern mittlern Schicht der radialen Wandstücke im Cambium, woraus gleichfalls die Identität beider und die Resorption der mittlern lockern, der Zwischensubstanz, gefolgert werden kann. Es entstehen also diese Verdünnungen dadurch, dass der mittlere, lockere Theil der radialen Wandstücke resorbirt d. h. in die Zellmembran aufgenommen wird und dass dann die eigentlichen beiden Wände der Nachbarzellen an einander rücken und sich dann durch Dehnung in radialer und in der Längsrichtung noch weiter verdünnen.<sup>1)</sup>

Noch besser überzeugt man sich von der Resorption durch Betrachtung von Tangentialschnitten durch die Schicht in der sich die Verdünnungen bilden (Tab. X. Fig. 2). Man sieht hier, wie

---

1) Dass auch an den jetzt noch verdickt gebliebenen Stellen später die Zwischensubstanz resorbirt wird, um die Zeit, wenn die secundäre Haut in den jungen Holzzellen entsteht, habe ich schon oben beschrieben. Die Zwischensubstanz bleibt nur in den Zellecken als Intercellularsubstanz meist erhalten.

die radialen Wände a und b anfangen knotig zu werden, indem die eigentlichen Wände der beiden Nachbarzellen stellweise einander entgegenwachsen und den mittlern Theil verdrängen, bis sie aufeinander stossen und zusammen die Scheidewand der verdünnten Stelle bilden.

Hartig hat diese Bildungsweise bereits gesehen und in seinem Aufsatze „üb. d. Entwicklungsfolge und den Bau der Holzfaserwandung (Wiener Acad. 1870 Apr.)“ bei *Pinus Laricio* in seiner Weise beschrieben und schematisch abgebildet.

Diese Verdünnungen der radialen Wände vergrössern sich zunächst durch Dehnung (Tab. IX. Fig. 1). Anfänglich sind sie durchaus gleichförmig und überall gleich dick (Tab. IX. Fig. 4), kurz vor dem ersten Auftreten des Hofes dagegen bemerkt man, dass sich ihr mittlerer Theil auffallend stärker verdickt hat (Tab. X. Fig. 1 a u. b, die obere Scheidewand). Von der Fläche (im Radialschnitte) gesehen, erscheinen diese verdickten Stellen als runde Kreise (Tab. IX. Fig. 2 a) auf der verdünnten Stelle, woraus hervorgeht, dass diese verdickten Stellen gleichsam kreisförmige Scheiben auf der Scheidewand der verdünnten Stellen vorstellen. Obwohl ich mich durch Untersuchung zahlreicher Querschnitte überzeugt habe, dass der eigentlichen Hofbildung stets diese scheibenartige Verdickung der Scheidewand der verdünnten Stellen vorausgeht, so habe ich sie doch nicht immer auf dem Radialschnitte finden können, so z. B. nicht bei dem Präparate, das ich in Tab. IX. Fig. 1 abgebildet habe. Die verdünnten Stellen der Zellen e und f lassen bei aller Aufmerksamkeit diese Scheiben nicht wahrnehmen; ich vermuthete, dass dies darin seinen Grund hat, dass sich hier diese Scheiben allmählich und nicht wie gewöhnlich, plötzlich in den Randtheil der Scheidewand verdünnen. Dass dergleichen vorkommt, lehrt Tab. X. Fig. 1, Zelle b, wo die obere Scheidewand eine Scheibe mit allmählich sich verdünnendem Rande zeigt, ferner (Tab. X. Fig. 4, Zelle a) dagegen findet man sie auf dem Radialschnitte stets, sobald die ersten Spuren der Hofbildung sichtbar werden (Tab. IX. Fig. 1 g, wo s die Scheiben bezeichnet; vom Hofe ist blos der Randtheil vorhanden) ferner im Querschnitte (Tab. X. Fig. 1 d; Fig. 3). Diese scheibenförmige Verdickung der Scheidewand ist bisher übersehen. Indess giebt Hartig (Entwicklungsfolge und Bau der Holzfaserwandung Wiener Acad. 1870 Apr. pag. 5 des Separatabdruckes) an, dass bei der Hofbildung kleine Zellkerne mitwirken, die er in der mir

unzugänglichen Zeitschrift von Karsten 1866 beschrieben hat. Ich vermute nun, dass Hartig diese scheibenförmige Verdickung für kleine Zellkerne gehalten hat.

Die verdünnten Stellen auf den radialen Wandstücken der jungen Holzzellen sind nicht etwa die Anfänge des Hoftüpfels selbst, (wie es von Hartig aufgefasst ist), sondern bloss die Orte, an denen die Hoftüpfel, als selbstständige Bildungen entstehen sollen. Häufig zwar füllt der Hof die Stelle der Verdünnung aus, in dem Frühlingsholze der äusseren Jahrringe alter Stämme dagegen bemerkt man nicht selten, dass der Hof, der stets von Anfang an als ein ringsum geschlossener Kreis auftritt, kleiner ist, als die verdünnte Stelle der radialen Wandung, und dass dann die beiden Umrisse der Verdünnung vom Hofe abgehend, sichtbar sind. (Tab. IX. Fig. 1 g, namentlich bei dem oberen Tüpfel). Die beiden Ränder der Verdünnung, welche ich jetzt Primordiale Tüpfel nennen will, bilden also nicht durch nach Innen gerichtetes Wachstum den Hof, sondern nur die Umgrenzung der Stelle, auf der sich der Hoftüpfel bilden soll. Dieses wird noch schärfer bewiesen durch die Thatsache, dass sich auf diesen verdünnten Stellen, den Primordialtüpfeln, auch mehrere Hoftüpfel bilden können. In den weiten Frühlingsholzzellen der äusseren Jahrringe alter Stämme findet man nicht selten zwei Tüpfel in horizontaler Richtung neben einander; diese beiden Tüpfel sind umgeben von einer gemeinschaftlichen Umgrenzung, welche nichts anders ist, als eben der Umriss des Primordialtüpfels (Tab. IX. Fig. 10). In den weiten Zellen der Wurzel ist dieses sogar Regel und man findet nicht bloss 2 Hoftüpfel von einer gemeinschaftlichen Umgrenzung umgeben, sondern selbst vier zu zwei über einander und mehr.

Untersucht man die Hofbildung auf dem Radialschnitte, so bemerkt man als erste Andeutung des Hofes runde Kreise von sehr zarten, einfachen Umrissen (Tab. IX. Fig. 3 a aus dem 1. Jahrringe, die Höfe den Primordialtüpfel ganz ausfüllend). Diese Umrisse werden zunächst doppelt (Tab. IX. Fig. 3 b, Fig. 1 g, wo die Hofgrenzen etwas von den Randlinien des Primordialtüpfels abgehen). Allmählig rückt der innere Kreis, sich von dem äusseren entfernend und verengernd, nach Innen (Tab. IX. Fig. 3 c, d, e), bis er schliesslich die Grösse des Tüpfelkanals erlangt hat (Tab. IX. Fig. 3 g u. h).

Auf welche Weise sich der Hofanfang auf dem Primordial-



tüpfel bildet, ist schwer zu entscheiden. Wir wissen, dass die Scheidewand des Primordaltüpfel aus den vereinigten beiden primären Membranen der jungen Holzzelle besteht, ferner haben wir schon früher gesehen, dass diese primäre Membran durch Intussusception wächst, ebenso sicher ist es, wie wir sehen werden, dass sich die den Hof umschliessende Membran aus dieser primären sich mit Chlorzinkjod hellblaufärbenden Membran bildet; es ist also am wahrscheinlichsten, dass sich die randartig auf der Primordaltüpfelscheidewand hervortretende Hofgrenze durch vermehrtes Wachsthum in der Richtung einer Kreislinie bildet. Die Ansicht von Dippel dagegen (Bot. Zeitg. 1860 p. 330), dass die Hofgrenze durch eine Faltenbildung der primären Membran in der Richtung des Tüpfelhofes entstehe, entbehrt jeder Begründung, da die von ihm von fertigen Zuständen entnommenen Beweise anders zu deuten sind (siehe weiter unten). Schacht (bot. Zeitg. 1859 p. 238 u. de maculis in plantanum vasis Bonn 1860 p. 7), der wie Dippel die jüngsten Zustände im Querschnitte nicht gesehen hat, hält die ersten Anfänge des Hofes für Vorsprünge auf der Zellmembran (*prominentiae exiguae*) und behauptet ebenso wie Dippel, dass die Hofbildung als eine Faltenbildung der Zellmembran aufzufassen sei.

Die erste Andeutung des Hofes hat die Form eines flachen grossen Tüpfel, dessen Rand ziemlich scharfwinklig nach der Scheidewand hin abfällt (Tab. X. Fig. 3). Diesen Zustand hat weder Schacht noch Dippel gesehen. Bei einem folgenden Zustande, dem ersten, den Schacht und Dippel gesehen haben bemerkt man, dass die an der Hofscheidewand rechtwinklig abgeschnittene Wand der jungen Holzzelle, sich von der Scheidewand entfernend, nach Innen zu wächst (Tab. X. Fig. 1 d), was in derselben Richtung so lange fort dauert (Tab. X. Fig. 4 b—d), bis der Hof fertig ist. Dieses Wachsthum geht sehr schnell vor sich und ist vollendet, wenn die Zelle etwa das Doppelte der ursprünglichen Wandungsdicke erreicht hat.

Untersucht man die Hofbildung unter Anwendung von Chlorzinkjod, so findet man, dass die ersten Anfänge der Hofbildung der primären Membran, welche sich, wie Oben erörtert mit Chlorzinkjod hellblau färbt, angehören (Tab. X. Fig. 5 u. 6). Auch die scheibenförmige Verdickung färbt sich hellblau und besteht also aus derselben Cellulosemodification, wie die primäre Membran. Nachdem die primäre Hofmembran die Hälfte ihrer

Länge erreicht hat, bildet sich die secundäre Haut, die durch Chlorzinkjod dunkel violett gefärbt wird (Tab. X. Fig. 7). Beide Membranen, nach der Tüpfelöffnung keilförmig zugeschärft, wachsen nun vereinigt weiter (Tab. X. Fig. 8), bis das von ihnen umschlossene Loch die Kleinheit des normalen Tüpfelkanals der fertigen Holzzelle erlangt hat. Der Umstand nun, dass beide Membranen nach der Tüpfelöffnung zugeschärft sind und dass die primäre Membran des Hofes von der secundären Haut früher bedeckt ist, als sie ihre normale Grösse erlangt hat, beweist, dass die primäre Membran des Hofes durch Intussusception wächst. Da nemlich bei der halbfertigen, eben von der secundären Membran bedeckten primären Hofmembran der die Tüpfelöffnung umgebende Rand zugespitzt ist und diese Stelle, bei vollendetem Wachsthum, vom Rande der Tüpfelöffnung entfernt ist und jetzt viel dicker geworden ist, so kann diese Verdickung, da die primäre Membran vom Zellinhalte bereits durch die secundäre getrennt ist, nur durch Intussusception erfolgen (man vergleiche die Tab. X. Fig. 7 u. 8; der spitze Rand der primären Membran bei Fig. 7 ist bei Fig. 8 in der Mitte der primären Hofmembran zu suchen; da diese hier viel dicker geworden ist, so ergibt sich von selbst der obige Schluss). Ueberhaupt wächst die primäre Hofmembran bei ihrer allmählichen Ausbildung noch beträchtlich an Dicke, wie dies ein Vergleich der Fig. 6, 8, 9 u. 10 auf Tab. X. lehrt. Die Verholzung der primären Hofmembran erfolgt später, als die des primären Netzwerks, ebenso, wie auch ihre Bildung später erfolgte. Die Verholzung beginnt in den ältesten Theilen derselben am Hofende (Tab. X. Fig. 9)<sup>1)</sup> und schreitet von hier allmählig zur Tüpfelöffnung weiter (Tab. X. Fig. 10). Ihre vollständige Verholzung erfolgt früher, als die der secundären Ablagerung (Tab. X. Fig. 10.). Durch die stärkere Verdickung der secundären Ablagerung im Herbstholze wird die Tüpfelöffnung in einen Tüpfelkanal verwandelt (Tab. XI. Fig. 2). Es geht aus dieser Darstellung auf's Klarste hervor, dass die den Hof auskleidende Membran eine Fortsetzung der primären Zellmembran ist und einer ringförmigen Wucherung derselben durch Intussusception ihre Entstehung verdankt.

1) Bei dieser Figur ist die Wandung des Hofes in Folge der Praeparation zurückgeschlagen. Ich mochte sie nicht in die natürliche Lage in der Zeichnung zurückversetzen, da es mir darauf ankam, die Contouren der doppelten Hofmembran mit dem Prisma so treu als möglich wieder zu geben.

Es folgt daraus, dass die von mir früher gegebene Darstellung vom Bau der Hofwandung, welche ich als eine Fortsetzung der primären Membran erklärte (bot. Zeitg. 1861, p. 196, Tab. VI, Fig. 6—8) vollkommen richtig ist. Wenn nun Dippel (bot. Zeitg. 1860, p. 331) sagt: „Die Fortsetzung der primären Wandungen bis zu der Grenze des Tüpfelkanals, wie sie Dr. Sanio in seinen Fig. 6, 7 u. 8 zeichnete, beruht auf Täuschung“ und hinzufügt, dass sich allerdings eine den Hof auskleidende Schicht unterscheiden lasse, welche aber nicht der primären Membran angehöre, sondern die jüngste (!) Verdickungsschicht vorstelle, so richtet sich dieser Widerspruch durch meine Darstellung. Die primäre Membran des Hofes ist bereits vollständig verholzt, wenn die tertiäre Innenauskleidung noch nicht vorhanden ist (Tab. X. Fig. 10) und bereits, wenn auch noch nicht verholzt, fertig, wenn von der secundären Ablagerung überhaupt nur eine leise Spur vorhanden ist (Tab. X. Fig. 8.). Da sie also früher vorhanden ist, als die tertiäre Innenauskleidung, so kann sie auch nicht Fortsetzung derselben sein.

Nach Schacht und Dippel wird die Scheidewand nach Ausbildung des Hoftüpfels resorbiert und dadurch eine offene Verbindung von einer Zelle zur andern hergestellt. Auch ich hielt diese Ansicht für richtig, bin aber jetzt, zuerst durch Färbungsversuche, anders belehrt worden. Legt man feine radiale Schnitte in eine verdünnte aber noch intensiv roth gefärbte Lösung von Anilin und lässt sie darin einige Stunden, wäscht man darauf die Präparate mit glycerinhaltigem Wasser und legt sie darauf in eine Lösung von Gummi arabicum, (Glycerin verringert zu schnell die Intensität der rothen Färbung), so findet man fast sämtliche Tüpfelkanäle durch eine roth gefärbte Membran verschlossen (Tab. XI. Fig. 11). Nur bei solchen Höfen, bei denen durch den Schnitt der Hof der Fläche noch halbirt ist, findet man zuweilen das Loch offen (Tab. XI. Fig. 11 a). Ich war davon so überrascht, dass ich hier an eine Täuschung glaubte, ich fand aber, wenn auch Alles, was zur Täuschung beitragen konnte, sorgfältig entfernt war, die Hoföffnung trotzdem verschlossen. Es kam darauf an, nachzuweisen, ob vielleicht das Anilin im Tüpfelhofe coagulirend, eine Pseudomembran bildete, und wenn dies nicht der Fall, ob die Schliessmembran beiden Löchern oder nur einem eigen sei. Es eignen sich dazu am besten schräge Schnitte durch das Frühlingsholz, die die Mitte halten zwischen Quer- und Radialschnitt, deren Fläche also etwa unter  $45^{\circ}$  zur Fläche der Markstrahlen geneigt

ist. Bei solchen Präparaten sind die Höfe schräge durchschnitten und man erhält beide Tüpfelkanäle zur Ansicht. Nicht selten geht der Schnitt mitten durch den Kanal und zeigt ihn dann entweder ganz offen oder von einer Membran überspannt (Tab. X. Fig. 11). Färbt man diese Schnitte mit Anilin, so findet man häufig Tüpfelhöfe, bei denen das eine Loch offen ist, während das andere von einer heller roth gefärbten Membran überspannt ist (Tab. XI. Fig. 12). Hat bei radialen Schnitten das Messer diejenige Hälfte des Hofes, welche das geschlossene Tüpfelloch führt, entfernt, so erscheint das Loch des betreffenden Hofes ungefärbt und also offen (Tab. XI. Fig. 11 a). Ich machte diese Untersuchung am Frühlingsholze der äussern Jahrringe einer alten Kiefer in 6,3 m. Höhe, wo die Zellen das maximum der Länge erreicht hatten; im Wipfel fand ich die Schliessmembran im Frühlingsholze viel feiner und deshalb durch Färbung nur schwer nachweisbar. Diese Schliessmembran ist, wie wir uns sogleich überzeugen werden, die ursprüngliche Scheidewand des Hofes.

Untersucht man sehr feine und glatte Querschnitte durch den Tüpfel des Frühlingsholzes in den äussern Jahrringen alter Stämme, so findet man, dass sich die secundäre Ablagerung, wo sie die primäre Hofmembran nach dem Zelllumen hin auskleidet, allmählig zum Tüpfelloche hin zuschärft und dass die primäre Membran etwas über die secundäre hervorragt (Tab. X. Fig. 12 a). Geht nun beim Querschnitte die eine Schnittfläche gerade durch die Mitte des Tüpfelkanals, während die andere von der untern (respect. obern) Kanalwand den Theil der primären Membran durchschneidet, welcher über die secundäre Verdickung hervorragt, so muss man nach dem von mir schon früher gegebenen Schema (bot. Zeitg. 1860, Tab. VI. Fig. 9) den Hof durch eine feine Membran von dem Tüpfelloche getrennt sehen (Tab. X. Fig. 12 b). Diese feine Membran ist aber Nichts Anderes, als eben die über die secundäre Membran hervorragende Kante der primären Membran, welche durch das Messer abgeschnitten ist. Manchmal reisst die scheinbare Schliessmembran an der einen Anheftungsstelle ab und hängt dann an der primären Hofmembran als dünnes Anhängsel wie in Tab. X. Fig. 12 x dargestellt ist. Solche Präparate können so täuschend werden, dass ich selbst noch in neuester Zeit in Zweifel gerieth. In seltenen Fällen findet man nun im Frühlingsholze den Hof von einer mittlern Scheidewand halbirt, welche sich durch die scheibenförmige Verdickung als identisch mit der Scheidewand des sich

bildenden Hoftüpfels herausstellt (Tab. X. Fig. 12 a). In der Regel findet man dagegen im Frühlingsholze diese Scheidewand an eine Hofwandung angelegt (Tab. X. Fig. 14) oder mit derselben so dicht verbunden, dass sie nur dem Tüpfelkanale gegenüber deutlich sichtbar wird (Tab. X. Fig. 13). Diese im Frühlingsholze meist an eine Hofwandung angelegte ursprüngliche und nie resorbierte Scheidewand ist es nun, die bei durch Anilin gefärbten Präparaten die Hoföffnung an einer Seite verschliesst. An der Uebergangsstelle vom Frühlings- zum Herbstholze, wo die Zellen schon dickwandiger werden (Tab. XI. Fig. 4) ist diese Schliessmembran schon häufiger als mittlere Scheidewand zu finden und im Herbstholze fast stets als halbirende Scheidewand anzutreffen (Tab. XI. Fig. 1, 2, 3). Ich hatte sie hier schon längst gesehen, aber für die aus dem Hofgrunde hindurchscheinende primäre Membran gehalten. Der mittlere scheibenförmige Theil der Scheidewand ist im Herbstholze stärker verdickt als im Frühlingsholze (Tab. XI. Fig. 2 u. 3), der unverdickte Rand ist dagegen manchmal so fein, dass er kaum (Tab. XI. Fig. 3) oder gar nicht bemerkbar ist. Der Umstand aber, dass der mittlere verdickte Theil auch dann in der mittlern Lage (bei beiderseits durch das Messer geöffneten Höfen) sich befindet und nicht herausfällt, beweist, dass auch hier noch die Scheidewand vollständig vorhanden ist. Der verdickte Theil der Scheidewand, der sich von dem dünnen Rande entweder scharf absetzt (Tab. VI. Fig. 35) oder in ihn allmählig übergeht, (Tab. XI. Fig. 2) ist keineswegs in seiner Structur gleichartig, sondern erscheint wie gekörnelt und ich glaube an solchen Querschnitten, an denen sich diese verdickte Platte etwas schief geneigt hatte und schräge auf die Fläche gesehen werden konnte, sehr feine, dunkle Punkte auf derselben bemerkt zu haben, welche derselben ein siebartiges Aussehen geben. Ausserdem erscheint diese mittlere Platte wie gequollen und färbt sich mit Anilin ebenso intensiv wie die primäre Membran, jedenfalls viel stärker, als die secundäre Ablagerung. Bemerkt man, dass die Hoftüpfel sich genau an denselben Stellen bilden, an denen in den Siebfasern die Siebtüpfel entstehen, so dürfte es nicht auffallen, wenn hier ein ähnlicher Apparat, wie im Baste, sich fände. Jedenfalls ist der Hof-tüpfel stets durch diese Membran geschlossen.

Ich gewann diese Ueberzeugung zuerst am Frühlingsholze der äussern Jahrringe einer mehr als 100jährigen Kiefer in der Höhe der grössten Holzzellenlänge (6, 3 m.), ich fand dasselbe darauf

auch an der Basis und im Wipfel desselben Baumes und bei zahlreichen Präparaten aus den verschiedenen Jahrringen einer 67jährigen Stammscheibe aus mittlerer Stammhöhe. Dasselbe fand ich an den Hoftüpfeln der kleinen behöft getüpfelten Markstrahlen.

Die Form des Tüpfelhofes der Fläche nach ist zwar meist rund, in den äussern Jahrringen zuweilen aber auch quer länglich. Seine Form im Querschnitte ist im Frühlingsholze und an der Uebergangsstelle vom Frühlings- zum Herbstholze scharfkantig linsenförmig (Tab. X. Fig. 12, 13, 14, Tab. XI. Fig. 4); im Herbstholze runden sich die Kanten etwas ab (Tab. XI. Fig. 3 u. 6) und in der Herbstgrenze, wo die Höfe auch höher gewölbt sind, sind die Kanten sogar abgerundet (Tab. XI. Fig. 2).

Die Einmündung des Tüpfelkanals in den Hof ist meist scharfkantig, im äussern Theile des Herbstholzes dagegen nicht selten etwas abgerundet und in einem Falle (Tab. XI. Fig. 1) von mir völlig abgerundet gefunden. Hier erweitert sich der Tüpfelkanal allmählig in den Hof und bekommt dadurch diese Bildung die grösste Aehnlichkeit mit den grossen Markstrahl-tüpfeln des Herbstholzes, wie dies dieselbe Figur lehrt, an der bei a ein Markstrahl-tüpfel vorhanden ist.

Die secundäre Verdickungsschicht verdünnt sich an der Hoföffnung und ist im Frühlingsholze zuweilen ganz scharfkantig (Tab. X. Fig. 12 u. 13), so dass hier eigentlich von keinem Tüpfelkanale gesprochen werden kann; im Herbstholze ist zwar der Tüpfelkanal vorhanden, die Verdickungsschicht hier aber gleichfalls dünner (Tab. XI. Fig. 2 u. 6). Die Form des Tüpfelkanals ist im Frühlingsholze rundlich oder breit oval, im Herbstholze dagegen spaltenförmig-länglich und linksläufig schief gestellt, bei differenzirter Verholzung, bei der stets eine spiralige Streifung der innersten Verdickung statt findet, sogar lang spaltenförmig und den Hof überragend. Die Tüpfelkanäle desselben Hofes liegen zwar meist einander gegenüber und treffen die Mitte des Hofes, zuweilen liegen sie aber auch seitlich und wechseln mit einander ab (Tab. XI. Fig. 6).

Die tertiäre Innenauskleidung der secundären Verdickungsschicht senkt sich verdünnt in den Tüpfelkanal, ihn auskleidend und grenzt hier an die die Hoföffnung umgebende Kante der primären Hofmembran, ohne aber in den Hofraum zu treten (Tab. XI. Fig. 2).

Untersucht man die Höfe des Frühlingsholzes auf Radialschnitten, so findet man namentlich in den äusseren Jahrringen, dass sie keineswegs, wie bisher angenommen, ganz structurlos sind. Der Hof selbst ist umgeben von einem doppelten zarten Umriß (Tab. XI. Fig. 9), ausserdem bemerkt man noch stets mehr oder weniger deutlich, zwei dunkle Ringe, von denen der eine neben der Peripherie, der andere in der Mitte verläuft (Tab. XI. Fig. 9). Dadurch wird ein heller, die Tüpfelöffnung umgrenzender Ring von einem mittleren hellen Ringe abgegrenzt. Der erste helle Ring, die Tüpfelöffnung umgebend, ist der Ausdruck der scheibenförmigen an die Hofwand angelegten Verdickung der Hofscheidewand; hat man durch den Radialschnitt den Theil der Hofwand entfernt, an dem diese scheibenförmige Verdickung angelegt ist, so fehlt der innere helle Ring. Den mittleren hellen Ring dagegen kann ich nicht erklären; möglich, dass es der Ausdruck verschiedener Dichtigkeit in den Verdickungsschichten oder der primären Hofmembran selbst ist.

Bei den grossen Zellen des Frühlingsholzes in den äusseren Jahrringen alter Stämme, bei denen häufig die Höfe kleiner sind, als die Primordiale Tüpfel, auf denen jene entstehen, erhalten sich die Umrisse des Primordialtüpfels auch bei der fertigen Holzzelle (Tab. XI. Fig. 9). Man sieht über und unter dem Hofe je eine bogenförmige Linie, deren Concavität dem Hofe zugewandt ist, und zuweilen sogar noch eine zweite Linie näher dem Hofe (Tab. XI. Fig. 9 Hof rechts). Der Vergleich mit den Primordialtüpfeln cambialer Holzzellen (Tab. IX. Fig. 14 d, e, f) zeigt, dass beide Bildungen mit einander identisch sind.

Was die Grösse der Tüpfelhöfe anbetrifft, so ist zunächst zu bemerken, dass sie in demselben Jahrringe im Frühlingsholze am grössten sind und im Herbstholze bedeutend an Grösse abnehmen, was sich aus der Verschmälerung der radialen Wände der Herbstholzzellen erklärt. In den äusseren Jahrringen einer 72jährigen Stammscheibe einer mehr als 100jährigen Kiefer bestimmte ich den horizontalen Flächendurchmesser des Hofes im Frühlingsholze auf 0,0225 mm, in den letzten Herbstholzzellen auf 0,0064 mm; der Durchmesser hat also um mehr, als das Dreifache abgenommen. In anderer Weise dagegen verändert sich die Grösse der Tüpfelhöfe in den aufeinander folgenden Jahrringen bei der gesetzlich statt findenden Erweiterung der Zellen: die Höfe nehmen hier bei den weiten Zellen des Frühlingsholzes bedeutend an Grösse zu.

Bei dem ersten Jahrringe des 2jährigen Triebes einer 6jährigen Pflanze massen die Höfe im horizontalen Flächendurchmesser bei den weitesten Zellen 0,0137 mm, beim 105ten Jahrringe einer mehr als 100jährigen Kiefer dagegen an der Basis (in der Höhe etwa, in der bei der 6jährigen Pflanze der zweijährige Jahrtrieb sich befand) 0,0253 mm. im Frühlingsholze; die Grösse hat sich also fast verdoppelt.

Der Zahl nach sind jedenfalls die Tüpfel im Frühlingsholze häufiger als im Herbstholze; ferner finden sie sich reichlicher an den Endigungen der Holzzellen, als da, wo sich die Zellen nur seitlich berühren, also spärlicher auf dem mittlern Theile der Längswände. In den äussern Jahrringen, wo die Zellen sehr lang sind, kann sich diese Verschiedenheit so weit steigern, dass man auf weite Strecken gar keine Tüpfel findet, während sie da, wo sich die Enden der Zellen zwischen einander schieben, in reichlichster Menge die Wandungen dicht bedecken. Die Holzzellen communiciren also mit einander mehr der Länge als der Quere nach.

Ueber die Art des Vorkommens der Hoftüpfel auf den radialen Wandungen hat bereits Mohl genügende Erörterungen gebracht (bot. Zeitg. 1862 p. 234). Auf den tangentialen Wandungen scheint man beim Stamm- (und Ast-) holze der Kiefer noch keine Hoftüpfel beobachtet zu haben; ich fand auf diesen Wänden im Frühlingsholze nur dreimal je einen Tüpfel, der kleiner war, als auf den radialen Wänden, im Herbstholze sogar nur einmal (Tab. XI. Fig. 5).

Schliesslich füge ich noch einige Bemerkungen über den Bau des Hoftüpfels bei differenzirter Verholzung hinzu. Der wesentliche Unterschied der differenzirten von der gewöhnlichen Verholzung liegt darin, dass eine der secundären Schichten optisch wie chemisch die Beschaffenheit der primären Membran annimmt (Tab. VIII. Fig. 3). Diese scheinbar primäre Membran erzeugt nun am Tüpfelhofe Complicationen, die leicht zu irrigen Vorstellungen führen können. In Tab. XI. Fig. 7 gebe ich den einfachsten Fall des Hoftüpfelbaues bei differenzirter Verholzung. Die primäre Membran (a), welche das primäre Netzwerk bildet, umgiebt hier, wie beim regulären Holze den Tüpfelhof; ausserdem bemerkt man aber noch eine andere Membran (Tab. XI. Fig. 7 b), die, nur an den Zellecken von der primären Membran entfernt, dort dagegen, wo sich nur zwei Zellen berühren, mit derselben verschmolzen, sich



mit der primären Hofauskleidung vereinigt. Hält man mit Dippel die der secundären Verdickung angehörige, die Beschaffenheit einer primären Membran zeigende Lage b. für die primäre Membran, so kann man durch die Falte, die sie bei ihrer Vereinigung mit der Hofmembran bildet (Tab. XI. Fig. 7c) zu dem Glauben kommen, dass die primäre Hofmembran einer Faltenbildung der primären Zellmembran ihre Entstehung verdanke, wie dies Dippel (l. c.) gethan hat. Diese Falte ist eben nichts als der Ausdruck der Vereinigung zweier der Zeit ihrer Entstehung und ihrem chemischen Verhalten nach ganz verschiedener Membranen, die Hofmembran gehört der primären Zellmembran an, die sich damit vereinigende Membran b., die Dippel für die primäre hält, dagegen der secundären, selbstständigen Ablagerung. Macerirt man ein solches Präparat in chlorsaurem Kali und Salpetersäure (bei warmer Sommertemperatur 24 Stunden) und kocht es dann auf dem Objektträger in Chlorzinkjod, so erhält man Ansichten, wie ich sie in Tab. XI. Fig. 8 wiedergegeben habe. Die eigentliche primäre Membran, des Holzstoffes und damit ihrer Hauptmasse beraubt, ist etwas gequollen und erscheint eher als ein röthlicher leerer Raum zwischen den Zellen, denn als eine besondere Substanz, doch überzeugt man sich durch die schwache Blaufärbung, welche hier Chlorzinkjod hervorbringt, dass hier noch ein kleiner Rest von Cellulose übrig geblieben ist. Die primäre Hofmembran, genetisch die Fortsetzung dieser röthlich erscheinenden primären Zwischenmasse, ist viel weniger verholzt gewesen, und erscheint daher, durch das oxydirende Mittel in der Form nicht verändert, als eine besondere, für sich bestehende, die Form einer linsenförmigen an zwei Stellen durchlöchernten Zelle nachahmende Membran (Tab. XI. Fig. 8a). Die der secundären Verdickung dagegen angehörige, schon im frischen Zustande die Beschaffenheit einer primären Membran zeigende Membran erscheint jetzt wirklich als primäre Membran und verbindet sich mit der Hofmembran entweder erst an der Tüpfelöffnung (Tab. XI. Fig. 8a), oder in der Mitte der Hofmembran (Tab. XI. Fig. 8b), oder auch nahe dem Hofrande. Derartige Präparate können leicht den Glauben herbeiführen, dass die Hofmembran eine besondere Zelle vorstelle und verschieden sei von der primären Membran. Sonderbarer Weise erfolgt nun zuweilen durch den Vegetationsprocess bei sehr starker differenzirter Verholzung dasselbe, was ich hier durch das oxydirende Mittel erreicht habe, d. h. es nimmt das primäre Netzwerk sowol,

wie die nächst folgende schmale Lage der secundären Ablagerung bis zur an diese angrenzenden, der secundären Verdickung angehörigen aber die Beschaffenheit einer primären Membran zeigenden Schicht eine gleichförmige Beschaffenheit an, in der die Intercellularsubstanzwinkel oder auch dreieckige leere Räume die ursprünglichen Zellgrenzen anzeigen. Bei der Kiefer habe ich dergleichen noch nicht so ausgeprägt gefunden, wol aber bei der Fichte (*Picea vulgaris*), von welcher ich ein instructives Präparat in bot. Zeitg. 1860 Tab. VI. Fig. 13 abgebildet habe. Die primäre Hofmembran erscheint hier nun, wie in dem künstlichen Präparate (Tab. XI. Fig. 8), in die bräunliche Masse hineingesenkt, als besondere Zelle. Ich zweifle nicht, dass alle die Schwierigkeiten, die man in Betreff der primären Hofmembran erhoben, von differenzirter Verholzung, die man nicht zu deuten wusste, herrühren; sie erklären sich hier sämtlich durch die Thatsache, dass eine secundäre Schicht die Beschaffenheit der primären Membran annimmt. Die Fig. 8 u. 9 Tab. VIII. in der bot. Zeitung 1860 von Dippel endlich, die jedenfalls differenzirt verholzten Holze entnommen sind, weiss ich nicht zu deuten; das dort Gegebene weicht von Allem, was ich bisher gesehen, so ab, dass mir jede Anknüpfung fehlt<sup>1)</sup>.

Der Bau der Holzzellentüpfel neben den grossen Markstrahlzellen weicht in einigen wesentlichen Stücken von den gewöhnlichen Holztüpfeln ab. Am häufigsten, nemlich im Frühlingsholze, (Tab. XI. Fig. 13, 5—6, Fig. 14) senden die auf dem Markstrahl senkrechten, primären Wände der Holzzellen rechts und links einen scharf abgeschnittenen Ast ab, an den sich die Membran der Markstrahlzelle anlegt; im Herbstholze dagegen endigen sie häufig knopfförmig (Tab. XI. Fig. 15). Die Markstrahlen, die an diese Tüpfel angrenzen, sind entweder überall gleichförmig verdickt und unverholzt (Tab. IX. Fig. 15 wo die dünne Membran des Tüpfelhofschlusses zugleich Membran der Markstrahlen ist), oder sie zeigen der senkrechten Wandung der Holzzelle gegenüber im Querschnitte eine knopfförmige, verholzte Verdickung (Tab. XI.

---

1) Dass die Fig. 9 jedenfalls nicht naturgetreu ist, ergibt sich aus der Form der Scheidewand; Dippel zeichnet sie in der Mitte verdünnt und am Rande verdickt, während das Verhältniss gerade ein umgekehrtes ist. Ist dies einmal erkannt, so lässt sich auch das Weitere anfechten, dass nemlich nach Dippels Zeichnung, die primäre Hofmembran nicht unmittelbar an den Hof angrenzt und auch den Tüpfelrand nicht erreicht, wovon ich schon 1860 das Gegentheil behauptet habe.

Fig. 16), die der Ausdruck einer leistenförmigen Verdickung der radialen Längswände der Markstrahlzellen ist. Da, wo die Holz- zellen an diese grossen Markstrahlzellen angrenzen, ist ihre Mem- bran unverdickt geblieben; die Verdickungsschichten der Holz- zellen runden sich hier im Bogen ab und lassen zwischen sich und der Membran der Markstrahlzellen einen weiten Raum, welcher dem Tüpfelhofe entspricht (Tab. XI. Fig. 15 h). Dieser Hof nimmt also bei im Querschnitte knopfförmiger Endigung der tangentialen auf den Markstrahl senkrechten primären Holzcellwandungen die ganze radiale Breite der Holz- zelle ein (Tab. XI. Fig. 15 h), bei gabeliger Endigung der tangentialen primären Längswände der Holz- zellen dagegen ist er um soviel kleiner, als die Gabeläste lang sind (Tab. XI. Fig. 15 h, Fig. 14). Der Tüpfelkanal (Tab. XI. Fig. 15 t) ist im Herbstholze, je näher der Herbstgrenze desto schmaler; wie der Radialschnitt lehrt, im Herbstholze spaltenförmig schief gestellt; im Frühlingsholze hat er die Form einer weiten Oeffnung in den secundären Verdickungsschichten der Holz- zelle, die sich nach Aussen etwas erweitert und dadurch den nur rudimentär angedeu- teten Hof bildet (Tab. XI. Fig. 47 h!). Bei diesen grossen Frühlingsholz- tüpfeln zeigt der Radialschnitt häufig schmale, der Holz- zelle parallel oder etwas schief verlaufende Leisten, durch welche dieselben in zwei oder mehr neben einander gelegene Tüpfel ge- theilt werden. Der Querschnitt lehrt, dass diese Leisten auf der Schliessmembran der Tüpfel partielle, auf beiden Seiten der Mem- bran gelegene Verdickungen sind. Die tertiäre Verdickungsschicht der Holz- zelle kleidet auch den Tüpfelkanal und Tüpfelhof aus (Tab. XI. Fig. 15). Die primäre Membran der Holz- zelle selbst dagegen theiligt sich nicht an der Auskleidung des Tüpfelhofes und hierin liegt ein wesentlicher Unterschied dieser Tüpfel von den gewöhnlichen.

Die Entwicklung dieser Tüpfel beginnt später, als die der gewöhnlichen Holz- tüpfel. Im Frühlingsholze findet man die erste Andeutung dieser Tüpfel erst dann, wenn bei den gewöhnlichen Tüpfeln die primäre Membran des Hofes fast fertig ist (Tab. X. Fig. 4 x). Man findet dann als ersten Anfang, dass sich die an den Markstrahl anstossende primäre Membran der Holz- zelle, in dem Winkel, den sie mit der tangentialen Wand bildet, etwas und zwar scharf abgeschnitten verdickt, wodurch die scharf abge- schnittenen Gabeläste der primären Membran gebildet werden (Tab. X. Fig. 4 x). Diese Gabeläste wachsen keineswegs, sich

nach Innen wendend, weiter, wie bei den gewöhnlichen Holztüpfeln, wo dadurch die primäre Hofauskleidung entsteht, sondern verbleiben in diesem Zustande und verholzen entweder sogleich, vor der Bildung der secundären Ablagerung (Tab. XI. Fig. 13a im Herbstholze) oder erst nach der Anlage der letztern (im Frühlingsholze). Die erste Anlage der secundären Ablagerung, leicht erkennbar an der violetten Färbung durch Chlorzinkjod, greift etwas über die primären Gabeläste hinüber (Tab. XI. Fig. 13a). Der Umstand, dass sie hier im Herbstholze später entsteht, als die Verholzung der primären Membran erfolgt, ist der sicherste Beweis, dass sie Neubildung ist und nicht etwa durch Differenzirung aus der primären Membran entstanden (Tab. XI. Fig. 13, 5). Indem nun die secundäre Ablagerung dicker wird, greift sie zugleich mit ihrem nach der Tüpfelscheidewand hin abgerundeten Ende immer mehr über die primären Gabeläste hinüber (Tab. XI. Fig. 13, 6, 7, Fig. 14), wodurch sich der Hof bildet. Hat sie einige Dicke erreicht, so grenzt sich an dem den Hof bildenden Rande derselben eine schmale Schicht als doppelt contourirte Umgebung des Hofes ab (Tab. XI. Fig. 14a) und steht zugleich in Verbindung mit der innersten Schicht der secundären Verdickung (Tab. XI. Fig. 14a). Indem nun diese innerste Schicht der secundären Verdickung, in der vermuthlich allein das Wachsthum der secundären Verdickung statt findet, bei zunehmender Verdickung weiter nach Innen rückt, vergrößert sich zugleich die den Hof auskleidende schmale Schicht bei Verengerung des Hofes und hängt deshalb auch nach vollendeter Verdickung mit der innersten Lage (der tertiären Innenauskleidung der Zelle) unmittelbar zusammen (Tab. XI. Fig. 16). Es gehören hier also sowol die Hofauskleidung als auch die tertiäre Innenauskleidung derselben, nemlich der secundären Verdickungsschicht an, der den Hof auskleidende Theil ist aber in seinem an den Hofrand angrenzenden Theile viel älter, als die definitive tertiäre Innenauskleidung, weil er schon unterscheidbar ist, wenn die secundäre Verdickung etwa die Hälfte ihrer Dicke erreicht hat (Tab. XI. Fig. 14, 1). An den Gabelästen der primären Membran hängt diese Hofauskleidung mit denselben zusammen, ist aber nicht eine unmittelbare Fortsetzung derselben, sondern gegen diese Gabeläste scharfwinklig abgesetzt (Tab. XI. Fig. 14 bei a).

Ueber den Bau dieses eben beschriebenen Tüpfels ist noch neuerdings eine irrige Ansicht veröffentlicht. Hartig (über die

Entwicklungsfolge und den Bau der Holzfaserwandung. Wien. Acad. 1870 Maiheft p. 15 des Abdruckes), der den Hof übersehen hat, hält diesen Tüpfel für einen einfachen Röhrentüpfel; die von ihm angegriffene Abbildung Hofmeisters (Phys. Bot. I. p. 175) ist indess, wenn auch etwas roh, doch in der Hauptsache richtig. Die richtige Erklärung habe ich längst gegeben (bot. Zeitg. 1860 p. 198).

Es bleibt mir nur noch übrig, eine Uebersicht über die Entwicklung unserer Kenntnisse vom Baue der Hoftüpfel hinzuzusetzen.

Malpighi war der erste, welcher die Hoftüpfel bei Coniferen (*Abies* et *Cupressus*) entdeckte; er hielt sie für Anschwellungen „tumores“ und äussert sich darüber folgender Maassen (*Opera omnia, Lugdani Batavorum MDCLXXXVII. Anatome plantarum* p. 27, Tab. VI. Fig. 25): *Sub cortice occurrens lignum, fistulis, quas probabiliter tracheas esse censeo, gracilibus componitur, hae, argenteis laminulis contextae a lateribus subrotundos emittunt tumores.*

In ejusdem interiori portione (Frühlingsholz), perpendiculari instituta ligni sectione secundum transversalium utriculorum progressum (Radialschnitt) eadem tracheae pellucidae longitudinem excurrunt et copiosos hinc inde promunt tumores. Tam frequentes sunt, ut tota ligni compages his solis componi videatur.

Die Betrachtung seiner Abbildung auf. Tab. VI. Fig. 25 zeigt auf's Sicherste, dass er hier die Hoftüpfel gesehen hat.

Die helle Stelle im Hofe, welche dem Tüpfelkanale entspricht, scheint zuerst *Lenwenhoek* (*Arcana naturae Lugd. Bat. 1722* p. 293, teste *Mohl* „über die Poren des Pflanzenzellgewebes“ p. 16) gesehen zu haben. Er hielt aber die ganze Bildung für Harzkügelchen in der Höhlung der Zellen.

*Moldenhawer* (*Beiträge zur Anatomie der Pflanzen 1812* p. 288) hielt wie *Malpighi* die Hoftüpfel für Erhöhungen der Zellwand, entdeckte aber eine „deutliche Oeffnung“ in ihrer Mitte.

*Kieser* (*memoire sur l'organisation des plantes 1812* p. 302) giebt an, dass diese Organe (die Hoftüpfel) aus einer runden Oeffnung im Centrum und einem runden die Oeffnung umgebenden Hofe bestehen.

Später (*Phytotomie* p. 145) machte *Kieser* eine genauere Mittheilung, danach sind die Membranen der Nachbar-Zellen da,

wo die Tüpfel liegen, von einander getrennt; es liegen mithin die Tüpfelhöfe auf der Membran der beiden hier auseinandergewichenen Zellen. Kieser hat also zuerst den Hofraum entdeckt und da er die Mitte mit einer Oeffnung versehen sein lässt, so hat er offenbar eine ähnliche Vorstellung von diesen Organen gehabt, wie sie sich jetzt in vervollkommneter Form geltend gemacht hat. Wenn Mohl (Poren des Pflanzenzellgewebes p. 17) dazu sagt, er verstehe die Angabe, dass die Poren (d. h. Höfe) auf der Membran aufliegen, nicht, so ist dazu zu bemerken, dass doch Kieser vollkommen Recht gehabt, da ja die Höfe, wenn man von der damals unbekannten Scheidewand absieht, wirklich ausserhalb der primären Membran, also auf der Membran der Zelle liegen.

Mohl (über die Poren des Pflanzenzellgewebes 1828 p. 17) bestätigt zunächst die Angabe Kiesers, dass der Hof eine linsenförmige Höhlung zwischen den Zellwänden sei, die helle Stelle in der Mitte, welche Moldenhawer und Kieser für eine Oeffnung gehalten, erklärt er dagegen durch eine Membran geschlossen. Mohl überzeugte sich von diesem Verschluss an schiefen Schnitten, die die Mitte hielten zwischen Quer- und Radialschnitt, bei denen häufig der Schnitt schräg durch die Tüpfelöffnung geht. Er fand nun die Tüpfelöffnung entweder offen oder geschlossen und erklärte sich ersteres dadurch, dass hier das Messer die feine Membran weggerissen. Hätte sich Mohl unmittelbar an seine Beobachtung gehalten, so hätte er schon damals das Richtige gefunden. Die Kieser-Mohl'sche Ansicht wurde allmählig die herrschende.

Eine davon völlig verschiedene und wie sich durch meine Untersuchung herausgestellt hat, für das Herbstholz vollkommen richtige Darstellung von dem Baue der Hoftüpfel brachte Valentin (Repertorium für Anatomie und Physiol. I. Berl. 1836 p. 81 teste Meyen Physiol. I. p. 88; das Original habe ich mir leider nicht verschaffen können). Darnach ist jeder quer durchschnittenen Tüpfel ein ziemlich gleichmässiger, mehr oder minder langer, schmaler Kanal, der sich nach Aussen ziemlich plötzlich in einen dreieckigen Raum erweitert. Dieser dreieckige Raum bildet den Hof des Tüpfels und ist durch eine feine Membran geschlossen, welche Valentin für die erste und ursprüngliche Schlauchhaut der Zellen hält. Es stimmt also diese Darstellung mit dem überein, was ich selbst hier über den Bau des Herbstholztüpfels als richtig beigebracht habe. Diese richtige Beobachtung blieb völlig unbeachtet.

Hartig, der zuerst (Jahresberichte über die Fortschritte der

Forstwissenschaft 1836 und 37 I. p. 87, 136) die Behauptung aufgestellt, dass beide Tüpfelöffnungen durchbrochen seien, gab später (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzen 1843, p. 17) an, dass der Hof auf einer Seite offen, auf der andern verschlossen sei; er hält daher die Tüpfelbildung für das Resultat einer linsenförmigen Erweiterung der Ptychode einer von zwei benachbarten Holzzellen.

Dass der Hof an beiden Seiten offen sei wurde auch von Unger (bot. Ztg. 1847 p. 253) behauptet; später jedoch (Anatomie und Physiol. der Pfl. 1855 p. 152) kehrte Unger zu Mohl's Ansicht zurück. Göppert (Monographie der fossilen Coniferen p. 36 u. 45) giebt an, dass er die Durchbohrung der primären Membran im Tüpfelkanale nur ein paarmal mit Entschiedenheit gesehen.

Trécul (bullet. de la société bot. de France p. 1854, Tom I. pag. 271 sec. Referat in bot. Zeitg. 1858 p. 60) hält gleichfalls die Tüpfelöffnungen für offen.

Schacht (die Pflanzenzelle 1852 p. 19, 196, 198) behauptete, dass der Tüpfelhof von einer aus unverholzter Cellulose bestehenden Membran ausgekleidet sei. Eine Kritik dieser Angabe gab ich bot. Zeitg. 1860 p. 196.

Während man Valentin's Beobachtung ganz unbeachtet liess und Mohl's Ansicht folgte, liess Schleiden den Hof sogar durch Ausscheidung einer Luftblase entstehen (Grundzüge der wissenschaftl. Bot. 3. Aufl. I. p. 233).

Schacht (bot. Zeitg. 1859 p. 238 u. de maculis in plantarum vasis, Bonn 1860) brachte endlich die Frage auf die richtige Bahn, indem er die Entdeckung machte, dass der Hof nicht durch Auseinanderweichen der primären Membran entstehe, sondern durch das in der Form einer Ringfalte stattfindende Einwärtsschlagen der Verdickungsschichten nach Innen sich bilde, weshalb er anfänglich durch die primäre Membran in zwei Hälften getheilt sei. Nach Schacht besteht der Hoftüpfel aus zwei Porenkanälen mit erweitertem Grunde, deren Scheidewand schliesslich resorbiert wird. Schacht bewies das Offensein der Hoftüpfel durch Injectionsversuche, wozu er geschmolzenes Stearin, in welchem Carmin vertheilt war, anwandte. Da wir jetzt wissen, dass der Hoftüpfel stets geschlossen ist, so ist Schacht's Angabe nur dadurch zu erklären, dass er das angewandte Holzstück zu nahe der Schnittfläche untersucht und deshalb durch die mit der Injectionsmasse von der Schnittfläche aus gefüllten Zellen getäuscht wurde. Da nemlich bei der

Kiefer die längsten Zellen im Mittel 4mm. lang sind, (äussere Jahrringe alter Kiefern in c. 6m. Höhe), so wird ein von dieser Stelle entnommenes Holzstück natürlich mindestens 3mm. weit von der Schnittfläche aus sich mit der Injectionsmasse füllen.

Schacht's Entdeckung der Entwicklung des Hoftüpfels ist nichts anderes als eine Bestätigung dessen, was Valentin angegeben. Was Valentin beim fertigen Holze gesehen, entdeckte Schacht beim jugendlichen, überdies hatte Valentin das vermieden, was Schacht irrthümlich aufgefasst, dass nemlich die Scheidewand resorbirt werde.

Der Umstand, dass der Hof wirklich von der primären Zellmembran umkleidet ist und die von mir mehrfach an jugendlichen Zuständen gemachte Beobachtung, dass der junge Tüpfelkanal von einer zarten Haut überspannt sei, schienen mir unvereinbar mit den Angaben Schacht's und verleiteten mich zu einem voreiligen Angriffe gegen die Schacht'sche Entdeckung. Zugleich bestätigte ich für das Herbstholz das Offensein beider Tüpfelöffnungen (bot. Zeitg. 1860 p. 193.)

Dippel dagegen (bot. Zeitg. 1860 p. 329) bestätigte die Angaben Schacht's, ohne etwas Neues beizubringen.

Schacht's Lehre vom Offensein der Tüpfel wurde jetzt die herrschende z. B. Hofmeister Physiol. Bot. I. p. 175, Sachs, Lehrbuch der Bot. 3. Aufl. 1873 pag. 26.

Indess war Hartig seiner 1843 gemachten Entdeckung, dass der Hof nur an einer Tüpfelöffnung offen, an der andern geschlossen sei, treu geblieben und suchte weitere Beweise dafür auf. Zunächst (bot. Zeitg. 1862 p. 107) brachte er chemische Beweise für die Richtigkeit seiner Angaben bei. Er brachte feine Radialschnitte aus den äussern Lagen starker Kiefern zunächst 12 Stunden lang in verdünnte Salpetersäure, entfernte darauf jede Spur der Salpetersäure durch Alkohol und Wasser und behandelte diese Präparate auf der Objektplatte mit concentrirter Schwefelsäure. Dadurch wurden die secundären Verdickungsschichten der Holzzellen aufgelöst und es blieb das primäre Netzwerk allein übrig. Es zeigten sich nun an den Stellen, an denen die behöften Tüpfel lagen, kreisrunde Felder in der Grösse und Stellung der Nadelholztüpfel, welche von einer undurchlöcherten Membran überspannt waren. Es war damit bewiesen, dass die Holzzellen an den Stellen, an denen die Hoftüpfel lagen, von einander durch eine ganze Membran getrennt seien. Um über die Lage dieser Membran Aufschluss zu



erhalten, hat Hartig folgende Versuche gemacht (ebd. p. 108): Er behandelte feine Radialschnitte durch das Kiefernholz mit Schwefelsäure, die sich durch Wasseranziehung aus der Luft verdünnt hatte, auf dem Objekträger und erhielt dadurch mit der Zeit durch Verkohlung geschwärzte Präparate. Bei solchen Höfen, an denen das Messer der Fläche nach eine Hälfte fortgenommen hatte, fand er die Tüpfelöffnung entweder durch eine feine Membran verschlossen oder ganz offen. Unter Zugrundelegung der oben erörterten Thatsache, dass an den Hoftüpfeln eine vollständige, die Zelllumina von einander trennende Membran stets vorhanden sei, schloss er nun, und mit Recht, dass diese Membran nicht die Mitte des Hofes halbire, sondern an eine Hofwandung angelegt sei.

Ein Jahr später (bot. Zeitg. 1863 p. 293) brachte Hartig auch physikalische Beweise für seine Ansicht bei. Er brachte in einer Kochflasche etwas Wasser zum Kochen und verschloss sie unmittelbar nach dem Kochen mit einem Korke, in dem ein Nadelholzast luftdicht eingelassen war. Diese Flasche wurde darauf umgekehrt in ein Gefäß gestellt, in dem sich eine Suspension der feinsten Zinnober- oder Zinnobertusche in Wasser befand und zwar so, dass der aus dem Korke hervorragende Theil des Astes in diese Suspension hineintauchte. Indem sich nun die Kochflasche abkühlte und das Wassergas reducirt wurde, entstand dort ein luftleerer Raum, der durch den im Korke befindlichen Ast aus der Zinnobersuspension das Wasser in sich aufzog, während der Zinnober in das Holz nur so weit hineindrang, als die an der Schnittfläche des Astes geöffneten Holzzellen in den Ast hineinreichten. Da die Zinnobertheilchen 4—5mal kleiner waren, als die Tüpfelöffnung, so hätten sie mit dem Wasser zusammen durch das Holz in die Kochflasche gepresst werden müssen; da dies nicht der Fall war, so schloss Hartig mit Recht, dass in den Höfen die Passage versperrt sei.

Es haben also an der Förderung der Hoftüpfelfrage folgende Beobachter hervorragend sich betheiligt: Malpighi, Moldenhawer, Kieser, Mohl, Valentin, Hartig und Schacht.

Es lässt sich fast behaupten, dass sämtliche von mir erörterte Thatsachen von den einzelnen Beobachtern, manchmal freilich in ganz sonderbarer Deutung, gesehen sind: blicke ich jetzt selbst auf den von mir zurückgelegten Weg zurück, so darf ich wol behaupten, dass diese Frage eine der schwierigsten der feinern Anatomie ist.

Ueber die Entstehung der Harzgänge im Holze sind zwei ver-

schiedene Ansichten geäußert worden. Karsten (bot. Ztg. 1857 p. 315<sup>1)</sup>) und Wigand (Pringsheim's Jahrbücher III. p. 164) behaupten, dass der Harzgang durch Verflüssigung und Umwandlung von Zellmembranen in Harz entstehe, dass also der Harzgang die Stelle andeute, an der sich die verharzenden Zellen befanden; Frank dagegen (über die Entstehung der Intercellularräume 1867; ich kenne diese Angabe nur aus dem Referate in der bot. Zeitg. 1867 p. 183) und N. Müller (Pringsheim's Jahrbücher V. p. 399) geben an, dass der Harzgang durch Auseinandertreten von Zellen sich bilde. Während nach Frank sich die Harzgänge (jedenfalls hat Frank die Markkrone untersucht) aus einer einzigen senkrechten Zellreihe bilden, deren Zellen sich durch rechtwinklig sich kreuzende Scheidewände in je 4 Tochterzellen zerlegen, die dann auseinanderweichen und den Harzgang bilden, betheiligen sich nach N. Müller je 4 Zellen zweier cambialen radialen Reihen (also ein 4zelliger Strang) an der Bildung des Harzganges; diese 4 Zellen theilen sich später entweder sämmtlich oder theilweise. Jedenfalls ist das Hauptergebniss der beiden letzten Beobachter richtig.

Ich habe die Entstehung der Harzgänge sowohl in der Markkrone als im Holzringe und zwar am häufigsten an der Basis von 100jährigen Kiefern und im 7. Jahrringe von Kusseln untersucht. Da hier die Entstehung instructiver ist als in der Markkrone, so will ich sie zuerst besprechen.

Die Entstehung der Harzgänge wird zuerst stets durch Quertheilung der dafür bestimmten, cambialen Zellen eingeleitet. Diese Theilung erfolgt schon sehr frühzeitig, nemlich mit dem Hinüber-treten der Cambiumzellen aus dem Cambium zum jungen Holze. Ich fand nämlich auf dem Radialschnitte diesen Strang getheilte Zellen unmittelbar am Cambium. Durch diese Quertheilung werden die Cambiumzellen in mehr oder weniger lang prismatische Parenchymzellen zerlegt. Die Längstheilungen dieser Zellen beginnen später, zu einer Zeit, wenn der Tüpfelhof etwa zur Hälfte fertig ist, jedenfalls aber früher, als die secundäre Ablagerung in den jungen Holzzellen sich bildet, (Tab. XII. Fig. 8, wo h den Harzgang bezeichnet; in den dahinter gelegenen jungen Holzzellen sieht man das erste Auftreten der secundären Ablagerung). Stets sind es mehrere Zellen des cambialen Holzes, welche sich an der

1) Die beiden andern hierauf bezüglichen Aufsätze von Karsten, nemlich in den Abhandlungen der Berl. Academie 1847 p. 111 und Poggendorfs Annal. 1860 No. 4 p. 640 sind mir nicht bekannt.

Bildung des Harzganges durch Längstheilung betheiligen; seltener nur 2 (Tab. XII. Fig. 1.) häufiger 3 (Tab. XII. Fig. 2 und 5) oder 4 (Tab. XII. Fig. 3 und 4). Da der Harzgang im Holze meist nicht von einer, sondern von mehreren parenchymatischen Zelllagen umgeben ist, so betheiligen sich daran ausser den 2—4 zunächst gelegenen, cambialen Holzzellen noch einzelne daneben gelegene durch Quer- (d. h. horizontale-) oder durch Quer- und Längstheilung (so Tab. XII. Fig. 2, a; Fig. 5, a; Fig. 8, c u. c', d und d', die sämmtlich aus einer einzigen Zelle entstanden sind). Ferner theilen sich keineswegs alle den Harzgang zunächst umgebenden Zellen durch Längswände, wohl aber stets durch Querwände. So ist z. B. in Tab. XII. Fig. 7, Zelle b, obwol sie dem Harz gange zunächst liegt, nicht der Länge nach getheilt worden, da sie einzeln in einer radialen Reihe liegt. Die Richtung, in der die Längstheilung stattfindet, ist sehr verschieden; bei zwei Zellen entstehen die Scheidewände bei beiden in gleicher Richtung (Tab. XII. Fig. 1), worauf sich von den je zwei Tochterzellen je eine, mit der sich theilenden Tochterzelle der benachbarten Mutterzelle der Lage nach abwechselnd, noch einmal rechtwinklig zur frühern Richtung theilt (Tab. XII. Fig. 1), diese doppelte Theilung kommt seltener vor (Tab. XII. Fig. 8). Der Interzellulargang bildet sich hier durch Auseinanderweichen der Wände zwischen a und d und zwischen d und c. (An einem andern Falle gleicher Theilungsweise beobachtet!) Bei 3 zur Bildung des Harzganges verbrauchten Zellen, die 2 radialen Holzreihen angehören, entstehen die Scheidewände mehr oder weniger regelmässig senkrecht auf den zu bildenden Interzellulargang (Tab. XII. Fig. 2 und 5). Bei der Betheiligung von 4 Zellen, die gleichfalls 2 radialen Holzreihen angehören, theilen sich die beiden Zellen der einen Reihe mehr oder weniger rechtwinklig zu der Richtung der Scheidewände in den beiden Zellen der andern Reihe (Tab. XII. Fig. 3 u. 4). Complicirter ist der in Tab. XII. Fig. 8 abgebildete Fall; es betheiligen sich hier offenbar nur drei Zellen an der Bildung des Harzganges nemlich  $g + g' + c + (e'' + e'')$  und  $b + a + a'$ . Die beiden letztern Mutterzellen haben sich aber durch 2malige Theilung in 3 Tochterzellen zerlegt, ja eine der am Harz gange selbst nicht betheiligten Mutterzellen  $c + c' + d + d'$  hat sich sogar durch doppelte Theilung in 4 Zellen zerlegt. Der Interzellulargang, anfangs durch Auseinanderweichen der Zellecken drei- oder viereckig (Tab. XII. Fig. 2, h; 5, h; 8, h) oder durch Auseinanderweichen je zweier

Zellwände spaltenförmig, vergrößert sich darauf unter dem Wachstum des Holzringes durch das Auseinanderweichen der zunächst daran gelegenen Zellen (Tab. XII. Fig. 6, 7h, bei letzterer Figur sind die beiden Zellen a und a' offenbar ursprünglich neben einander gelagert gewesen). Die den Harzgang zunächst umgebenden Zellen bleiben stets dünnwandig und unverholzt, die entfernteren, gleichfalls quer getheilten bleiben zwar dünnwandig, einzelne von ihnen verholzen aber (Tab. XII. Fig. 7d). Diese verholzten Zellen enthalten Luft, während die unverholzten Inhalt führen.

Die Bildung der Harzgänge in der Markkrone habe ich bei dem jungen Triebe einer 2jährigen und 5jährigen Pflanze untersucht. Es lassen sich hier zwei Fälle von einander unterscheiden: entweder entsteht der Harzgang zwischen den Tochterzellen einer jungen cambialen Holzzelle, oder er entsteht zwischen den jungen Holzzellen selbst und treten, wenn es überhaupt geschieht, Zelltheilungen erst später ein. Der erstere Fall ist selten; so gross auch die Zahl meiner hierauf bezüglichen Präparate, die ich darauf geprüft, ist, so habe ich ihn doch nur zwei Mal beobachtet. In Tab. XIII. Fig. 2 sehen wir zwei neben einander gelegene junge Holzreihen; eine Zelle derselben hat sich durch eine radiale Wand in 2 Tochterzellen a und b getheilt; die beiden Membranen dieser Wand sind auseinander gewichen und lassen so einen Kanal (h) zwischen sich, der mit Harz gefüllt ist. In dem andern Falle (Tab. XIII. Fig. 10) sieht man 4 radiale junge Holzreihen nebst dem daran grenzenden Cambium; eine Zelle derselben a + b + c hat sich zunächst durch eine Wand in die beiden Tochterzellen a + (b + c) getheilt, worauf letztere durch eine tangentielle Wand sich noch einmal theilte. Der Intercellulargang bildet sich hier zwischen den 3 Tochterzellen und der daneben gelegenen, jungen Holzzelle (Tab. XIII. Fig. 10h).

Entsteht, wie gewöhnlich, der Intercellulargang zwischen den jungen (unverdickten) Holzzellen, so ist seine Bildungsweise sehr mannigfaltig. Im einfachsten Falle (Tab. XIII. Fig. 1) entsteht er zwischen zwei Zellen, indem die trennende Wand in der Mitte nach Art einer Spaltöffnung auseinander weicht und einen im Querschnitte biconvexen Gang zwischen sich lässt (Tab. XIII. Fig. 1, wo a und b die Zellen sind, welche den Gang h zwischen sich haben). Der Fall ist gewiss sehr selten und von mir nur einmal beobachtet. In der Regel betheiligen sich 2 junge Holzreihen an der Bildung des Intercellularganges, seltener 3 oder mehr. Die

Zellen, die den Gang umgeben, weichen entweder bloß an den Ecken, mit denen sie zusammenstoßen, auseinander, in diesem Falle betheiligen sich mindestens 3 (Tab. XIII. Fig. 9) meist aber 4 Zellen zweier Reihen (Tab. XIII. Fig. 5, 6, 8) an der Bildung des Harzganges, oder die Zellen, welche den Harzgang zunächst bilden sollen, weichen ihrer ganzen Länge nach auseinander. Der Fall, dass 4 Zellen an den Berührungsecken auseinanderweichen (Tab. XIII. Fig. 5, 6, 8) ist sehr häufig und ich vermute, dass Frank diesen Fall beobachtet, aber irrthümlich die 4 Zellen, welche zweien Holzreihen angehören, als Tochterzellen einer einzigen Mutterzelle angesehen hat. Dagegen sind die Angaben von N. Müller richtig. In diesen Zellen habe ich nur selten eine auf den Harzgang senkrechte Theilung gefunden z. B. Tab. XIII. Fig. 5, wo Zelle a und b jedenfalls Tochterzellen einer nachträglichen Theilung sind; noch deutlicher Tab. XIII. Fig. 6, wo a und b jedenfalls durch spätere Theilung entstanden sind. Nach N. Müller sind manchmal sämtliche 4 Zellen noch einmal getheilt. Weichen dagegen die ganzen Wände zweier neben einander liegender Zellen zum Harz gange auseinander, so können es entweder die tangentialen Wände zweier Zellen derselben Holzreihe sein (Tab. XIII. Fig. 3 a und b, h ist der Inter-cellulargang) oder es sind die radialen Wände zweier Zellen, welche zwei Holzreihen angehören (Tab. XIII. Fig. 4, wo a und b die Zellen der beiden Reihen sind, die den Harzgang h zwischen sich lassen). Im letztern Falle betheiligen sich, sobald das Auseinanderweichen statt gefunden, an der Umgebung des Harzganges noch die darüber und darunter befindliche Zelle einer Holzreihe (Tab. XIII. Fig. 4, wo der Harzgang h von den beiden zunächst auseinandergewichenen a und b und dann noch von den beiden darüber und darunter befindlichen Zellen c und d umgeben ist). Im erstern Falle, wenn nemlich die tangentialen Wände auseinanderweichen (Tab. XIII. Fig. 3) betheiligen sich später an der Umgebung des Harzganges noch je eine Zelle (c und d in Tab. XIII. Fig. 3) der beiden benachbarten jungen Holzreihen. Endlich, aber selten, kommt es auch vor dass je zwei neben einander gelegene Zellen zweier jungen Holzreihen von den beiden darunter befindlichen Zellen derselben Reihen sich abtrennen und einen Inter-cellularraum zwischen sich lassen, der also von den Zellen 4 cambialer Holzreihen umgeben ist (Tab. XIII. Fig. 11, wo die Zellen a und b, die 2 Holzreihen angehören, sich von den Zellen c und d,

an welche sie früher angrenzten, getrennt haben und nun den Harzgang h zwischen sich haben).

Der Harzgehalt im Intercellulargang, und darin weiche ich von N. Müller ab, stellt sich mit dessen erster Bildung ein, über die Art der Entstehung habe ich indess noch keine Untersuchungen angestellt.

Lyck, den 9. October 1872.

---

### 3. Abnormitäten in der Bildung der Jahrringē.

Untersucht man den innern Theil des untern Stammendes oder fingerstarke Stämme an der Basis mit der Lupe auf der glatt-geschnittenen Querfläche, so findet man in den innern Jahrringen stets mehr oder weniger breite, bräunliche, unvollständige d. h. nicht ringförmig geschlossene Bänder, welche Aehnlichkeit mit den braunen Bändern des Herbstholzes haben. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass diese Bänder aus stärker verdickten, gelb gefärbten, in den innersten Jahrringen stets differenzirt verholzten und deshalb spiralig gestreiften Holzzellen bestehen. Der radiale Durchmesser der Zellen dieser Bänder ist in den innern Jahrringen nicht auffallend verschieden von dem der benachbarten, dünnwandigen Zellen, in den äussern Jahrringen alter Stämme dagegen nahe oder beim Beginn des Herbstholzes bedeutend verkürzt, so dass die Zellen tafelförmig, wie in der Herbstgrenze werden. Zuweilen markiren sich im Frühlingsholze auch Bänder nur durch geringern radialen Durchmesser der Zellen vor den benachbarten, gleich stark verdickten Zellen; dasselbe findet man auch zuweilen bei dem nur schwach verdickten Herbstholze bei den ersten Jahrringen. Diese Bänder finden sich sowol unmittelbar neben der Herbstgrenze des vorhergehenden Jahrringes im Frühlingsholze, das hier also auffallender Weise mit dickwandigen Zellen beginnt, oder sie finden sich etwas weiter nach Aussen im Frühlingsholze, dessen erste Zellen dünnwandig sind (Tab. XIV. Fig. 1b), oder sie finden sich im äussern Theile des Jahrringes vor den Zellen der Herbstgrenze (Tab. XIV. Fig. 1a). In seltenen Fällen endlich findet man diese Zellen sogar in der Herbstgrenze. Manchmal besteht auf der stärker entwickelten Seite des Stammes der grösste, äussere Theil des Jahrringes oder der ganze Jahrring aus

differenziert verholzten dickwandigen Zellen. Da die oben erwähnten Bänder stärker verdickter Zellen sich bedeutend, die Herbstgrenze der innersten Jahrringe dagegen nur unbedeutend durch engere aber kaum oder gar nicht stärker verdickte Zellen markiren, so wird hier das Zählen der Jahrringe manchmal sehr schwierig.

In den äussern Jahrringen, deren Herbstholz bereits bedeutend verdickt ist, finden sich derartige Bänder gleichfalls, aber dann regulär und nicht differenziert verholzt vor. Man findet sie zuweilen im äussern Theile des Frühlingsholzes, wo sie sich von den Frühlingsholzzellen durch Dickwandigkeit und meist engern radialen Durchmesser unterscheiden und den Herbstholzzellen ähnlich werden ohne indess nach Aussen eine Jahrringsartige Begrenzung zu zeigen: sie gehen vielmehr nach Aussen allmählig wieder in die weitem dünnwandigen Zellen über (Tab. XIV. Fig. 3). In andern Fällen findet man diese Bänder an der innern Grenze des Herbstholzes, von dem sie sich durch tafelförmige Verengung und stärkere Verdickung unterscheiden (Tab. XIII. Fig. 2<sup>1</sup>). Das Herbstholz beginnt in einem solchen Falle abnormer Weise mit tafelförmigen, dickwandigen Zellen, auf die schwächer verdickte und weitere Zellen folgen. Diese Abnormitäten findet man am stärksten in den untern, ersten Jahrtrieben, namentlich in dem ersten Jahrtriebe über den Colyledonen, weiter nach Oben werden sie schwächer, doch findet man sie bis zum Wipfel. Im Astholze findet man gleichfalls derartige Bänder vor und zwar reichlicher und deutlicher ausgebildet in den untern Aesten junger Pflanzen als in den Wipfelästen alter Hochstämme, jedenfalls in Folge einer Beeinflussung durch den Stamm. In der Hauptwurzel finde ich zuweilen im innern Theile im Frühlingsholze Bänder engerer Zellen, die aber nicht differenziert verholzt sind. Diese Verholzungsweise scheint vielmehr ganz auf die oberirdischen Theile beschränkt zu sein, hört mit dem Wurzelhalse nach Unten auf und ist manchmal sogar im cauliculus nicht mehr zu finden, während der epicotyle Jahrtrieb sie in bester Ausbildung zeigt. Bei einer starken Seitenwurzel c. 0,5 m. vom Ursprunge finde ich in dem äussern Theile, dessen Jahrringe stark verdickte Holzzellen im Herbstholze führen,

1) Tab. XIV. Fig. 3 ist derselben Stammscheibe und derselben Seite entnommen wie Fig. 1, da beide Querschnitte bei genau demselben Abstände mit dem Prisma copirt sind, so geben sie zugleich das Maass der Erweiterung der Holzzellen in der Richtung von Innen nach Aussen.

ebenso wie im Stamme Bänder stärker verdickter engerer Zellen im äussersten Theile des Frühlingsholzes oder an der innern Grenze des Herbstholzes, welche aber gleichfalls regulär und nicht differenzirt verholzt sind.

Diese Bänder sind jedenfalls identisch mit den Bändern, die Göppert und Schacht bei *Araucaria* beobachtet haben (bot. Zeitg. 1862 p. 410), wo indess wirkliche Jahrringe nach Schacht fehlen. Bei unsern Nadelhölzern hat bloss Rossmann (über den Bau des Holzes p. 74.) diese Bänder gesehen.

Da es von Interesse sein dürfte, die Verbreitung dieser Bänder in den verschiedenen Jahrringen und Höhen desselben Stammes kennen zu lernen, so theile ich hier meine Beobachtungen mit, obwol sie nicht ganz vollständig sind.

Hochstamm mehr als 100 Jahre alt.

### 1) 105jährige Stammscheibe von dem Stammende (Basis).

Schwächere Seite.

Stärkere Seite.

#### 1. Jahrring.

Holzzellen gleichförmig verdickt. Im Herbstholze die Zellen allmählig an Weite ab, aber nicht zunehmend.

Ebenso, aber in der Mitte des Jahrringes setzen sich von mehreren vorhergegangenen engeren Zellen die darauf folgenden durch grössere Weite ab, wodurch scheinbar eine Jahrringsgrenze gebildet wird.

#### 2. Jahrring.

Herbstzellen auffallend stärker verdickt als die Frühlingsholzzellen, die tertiäre Verdickung auffallend stark entwickelt. Fünf Zellen unter der Herbstgrenze liegt ein Streifen differenzirt verholzter Zellen, deren Verdickung stärker ist, als in der Herbstgrenze.

Herbstzellen etwas stärker als die des Frühlingsholzes verdickt, der Uebergang von den weiten zu den engen ein allmählicher. In der Mitte findet sich ein Streifen differenzirt verholzter, stärker verdickter Zellen, 3—4 Zellen tief.

#### 3. Jahrring.

Das Frühlingsholz beginnt mit einem Streifen differenzirt verholzter, stärker verdickter Zellen.

Der Jahrring gewöhnlich gebaut, der Streifen stark verdickter Zellen im Frühlingsholze fehlt.



## Schwächere Seite.

Ein ähnlicher Streifen vor der Herbstgrenze. Der übrige Theil des Jahrringes gewöhnlich gebaut. Die Zellen nach der Herbstgrenze hin etwas enger werdend aber kaum dickwandiger als die auf den ersten Streifen folgenden Zellen des Frühlingsholzes.

## Stärkere Seite.

Nach der Herbstgrenze die Zellen allmählig enger und etwas dickwandiger werdend.

## 4. Jahrring.

Der Jahrring ohne Bänder. Die Herbstzellen kaum stärker als die Frühlingsholzzellen verdickt.

Wie auf der schwächern Seite, in der Mitte findet sich aber ein Streifen stärker verdickter, differenzirt verholzter Zellen, der nach Aussen und Innen allmählig in die gewöhnlich verdickten Zellen übergeht.

## 5. Jahrring.

Das Frühlingsholz beginnt mit einem breiten Streifen stark verdickter, differenzirt verholzter Zellen; der übrige Theil des Jahrringes normal gebaut; die Zellen nach Aussen etwas an Dicke zunehmend und in der Herbstgrenze enger werdend.

Im Frühlingsholze fehlt der Streifen stärker verdickter Zellen. Dafür finden sich im mittlern Theile des Jahrringes zwei Streifen stärker verdickter und differenzirt verholzter Zellen. Die Herbstgrenze wie auf der schwächern Seite.

## 6. Jahrring.

Das Frühlingsholz beginnt mit einem Streifen stärker verdickter differenzirt verholzter Zellen; der übrige Theil des Jahrringes regelmässig gebaut, nach der Herbstgrenze die Zellen etwas dicker werdend.

Ganz regelmässig gebaut; nach der Herbstgrenze die Zellen etwas enger aber nur wenig dicker werdend.

## 7. Jahrring.

Regelmässig gebaut. Nach der Herbstgrenze hin die Zellen unbedeutend dicker werdend.

Regelmässig gebaut, nach der Herbstgrenze hin die Zellen unbedeutend dicker; zwischen der Mitte und der Herbstgrenze ein Streifen etwas engerer und stärker verdickter aber nicht differenzirt verholzter Zellen.

Schwächere Seite.

Stärkere Seite.

## 8. Jahrring.

Regelmässig gebaut. Die Herbst- Die untere Hälfte regelmässig schicht aus einem sich ziemlich gebaut, die äussere grössere aus stark absetzenden Streifen stärker differenziert verholzten und stark verdickter Zellen bestehend. verdickten Zellen bestehend.<sup>1)</sup>

## 9. Jahrring.

Regelmässig gebaut, die Herbst- Der ganze Jahrring besteht aus grenze wie im 8. Jahrringe. Ausser stark verdickten, differenziert verholzten Holzzellen; nur im Früh-Streifen differenziert verholzter und lingsholze sind die Zellen in einer etwas stärker verdickter Zellen, etwa 5 zelligen Lage schwächer der eine nicht weit von der Grenze aber noch immer bedeutend verdickter Zellen, etwa 5 zelligen Lage schwächer der eine nicht weit von der Grenze aber noch immer bedeutend verdickter Zellen, etwa 5 zelligen Lage schwächer des vorhergehenden Jahrringes, dickt; der übrige Theil besteht aus gleichgrossen und gleich dicken, in der Herbstgrenze etwas engeren Zellen.

## 10. Jahrring.

Regelmässig gebaut. Die Herbst- Das Holz ähnlich wie beim schicht deutlich abgesetzt und aus 9. Jahrringe gebaut, nur dass die stärker verdickten Zellen bei Frühlingschicht weiterer Zellen breiter ist. Die Herbstgrenze setzt sich schärfer durch c. 2 Reihen zusammengedrückter Zellen ab.

## 11. Jahrring.

Regelmässig wie der 10. Jahrring. Wie der 10. Jahrring. ring gebaut.

---

1) Diese Verdickungsweise findet sich manchmal auf einer Seite am Stammende durch mehrere Jahrringe; bei einem vor mir liegenden Stammstücke von 65 mm. Dicke vom 6. bis zum 15. Jahrringe. Hier ist die ganze Seite braun gefärbt und durch die schmalen weissen Frühlingsholzschichten weiss gebändert. Manchmal ist auch das Frühlingsholz differenziert verdickt und braun gefärbt, wenn auch dünnwandig. Es kann vorkommen, dass bei dicken Stämmen am Stammende die ganze stärker entwickelte Seite einen derartigen Bau zeigt, in welchem Falle diese Seite im frischen Zustande ganz braun erscheint. Ich besitze eine derartige Scheibe von 46 Cm. Durchmesser. Hier hat also die ganze stärker entwickelte Seite der Stammbasis den Bau, den bei der hier beschriebenen Stammscheibe die stärkere Seite des 9. Jahrringes zeigt. (Siehe Oben.)

Schwächere Seite.

Stärkere Seite.

## 12. Jahrring.

Regelmässig, wie der 11. Jahrring gebaut.

Das Holz besteht gleichfalls aus differenzirt verholzten Zellen. Es findet aber eine scharfe Trennung in zwei Lagen statt; die innere schmalere besteht aus dünnwandigen, weiteren Zellen, die äussere aus stark verdickten engern Zellen, die Herbstgrenze endlich aus mehreren Reihen tafelförmiger Zellen, die beträchtlich dünnwandiger als die vorhergehenden und gewöhnlich verholzt sind.

## 13. Jahrring.

Regelmässig gebaut; in der Mitte der Frühlingschicht ein Streifen stärker verdickter aber gewöhnlich verholzter Zellen.

Aehnlich gebaut wie der 12. Jahrring.

## 14. Jahrring.

Regelmässig gebaut.

Aehnlich wie der 13. Jahrring.

## 15. Jahrring.

Regelmässig gebaut, aber beim Uebergange zwischen Frühlings- u. Herbstschicht findet sich eine Lage engerer, stark verdickter indess regulär verholzter Zellen.

Aehnlich gebaut wie der 14. Jahrring.

## 16. Jahrring.

Regelmässig gebaut.

Aehnlich gebaut, wie der 15. Jahrring, nur ist die Herbstschicht viel schwächer.

## 17. Jahrring.

Regelmässig gebaut. Die Herbstschicht schon aus bedeutend verdickten Zellen bestehend und abgesehen von der Grösse im Bau bereits den äussern Jahrringen ähnlich.

Die breite Frühlingschicht regelmässig gebaut; die Herbstlage aus einer breiten Schicht differenzirt verholzter und stark verdickter Zellen bestehend. An der Uebergangsstelle von der Frühlings- zur Herbstschicht zeichnet sich eine Lage stark verdickter Zellen durch

## Schwächere Seite.

## Stärkere Seite.

kleinere Durchmesser von den folgenden Zellen der Herbstschicht ab.

## 18. Jahrring.

Regelmässig gebaut.

Wie der vorhergehende gebaut nur fehlt der Streifen engerer Zellen an dem innern Rande der Herbstlage.

## 19. Jahrring.

Regelmässig gebaut.

Wie der 17. Jahrring gebaut, auch der Streifen an der Grenze der Herbstschicht ist vorhanden.

## 20. Jahrring.

Regelmässig gebaut aber an der Uebergangsstelle zwischen Frühlings- und Herbstholz liegt ein Streifen engerer, stark verdickter regulär verholzter Zellen.

Wie der 18. Jahrring gebaut.

## 21. Jahrring.

Regelmässig gebaut.

Wie der 20. Jahrring gebaut.

## 22. Jahrring.

Regelmässig gebaut.

Wie der 21. Jahrring gebaut.

## 23. Jahrring.

Regelmässig gebaut.

Fast regelmässig gebaut, differenzierte Verholzung ist kaum noch angedeutet.

## 24—26. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

## 27. Jahrring.

Regelmässig gebaut, an der Grenze der Herbstschicht eine Lage stärker verdickter, engerer Zellen.

Regelmässig gebaut aber im Frühlingsholze unweit der Herbstlage findet sich ein Streifen stärker verdickter Zellen.

## 28. Jahrring.

Regelmässig gebaut, aber in der Mitte des Jahrringes eine Lage dickwandiger engerer Zellen

(Tab. XIV. Fig. 3).

Schwächere Seite.

Stärkere Seite.

## 29. Jahrring.

Wie der vorige, nur ist die Lage stärker verdickter Zellen im Frühlingsholze dünnwandiger. Wie der 27. Jahrring gebaut, nur ist der Streifen im Frühlingsholz aus minder stark verdickten Zellen zusammengesetzt.

## 30. Jahrring.

Regelmässig gebaut.

Regelmässig gebaut.

## 31. Jahrring.

Regelmässig gebaut.

Regelmässig gebaut, aber das Herbstholz mit einem Streifen stärker verdickter Zellen beginnend.

## 32. Jahrring.

Regelmässig gebaut, aber das Herbstholz mit engern, stärker verdickten Zellen beginnend. Wie der vorige Jahrring.

## 33. Jahrring.

Wie der vorige Jahrring.

Regelmässig gebaut.

## 34. Jahrring.

Wie der vorige Jahrring, nur ist die Schicht engerer, stärker verdickter Zellen an der innern Grenze der Herbstschicht minder auffallend. Regelmässig gebaut.

## 35—49. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

## 50. Jahrring.

Das Herbstholz beginnt mit engern stärker verdickten Zellen, sonst regelmässig (Tab. XIV. Fig. 2.) Regelmässig.

## 51—53. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

## 54. Jahrring.

Regelmässig gebaut.

Herbstholz mit engern und dickwandigern Zellen beginnend; sonst regelmässig.

Schwächere Seite.

Stärkere Seite.

55—62. Jahrring.

Regelmässig.

Der 56. und 60. Jahrring beginnt mit einem Streifen engerer Zellen, sonst regelmässig.

63—64. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

65. Jahrring.

Regelmässig.

Das Herbstholz beginnt mit stärker verschälerten Zellen, sonst regelmässig.

66. Jahrring.

Das Herbstholz beginnt mit einem Ringe engerer, stärker verdickter Zellen, sonst regelmässig.

Regelmässig.

67—79. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

80—83. Jahrring.

Regelmässig.

Beim 83. Jahrring beginnt das Herbstholz mit einem Streifen engerer Zellen.

84. Jahrring.

Das Herbstholz beginnt mit einem Ringe engerer, stärker verdickter Zellen, sonst regelmässig.

Regelmässig.

85. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

86—89. Jahrring.

Regelmässig.

Im 88. Jahrring findet sich vor dem Herbstholze ein Streifen engerer, stärker verdickter Zellen.

90. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

91—99. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

100. Jahrring.

Das Herbstholz beginnt mit einem Streifen engerer, stärker verdickter Zellen, sonst regelmässig.

Regelmässig.

Schwächere Seite.

Stärkere Seite.

101 – 103. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

104. Jahrring.

Das Herbstholz beginnt mit Regelmässig.  
einem Streifen engerer, dick-  
wandigerer Zellen.

105. Jahrring.

Wie der vorige Jahrring.

Diese von mir untersuchte Scheibe war etwas schief geschnitten und war der Schnitt gerade durch eine Jahrtriebgrenze gegangen. Die schwächere Seite hatte 105 Jahrringe, die stärkere 104. Da sich nun, wie ich mich überzeugt, die äussern Jahrringe in den aufeinander folgenden Jahrtrieben entsprechen, (z. B. der 3. Jahrring des 3jährigen Triebes dem 4. Jahrring des darunter gelegenen 4jährigen Jahrtriebes), so muss man bei diesen Angaben eine Correctur anbringen und stets den  $x$ ten Jahrring der stärkern Seite in Vergleich bringen mit dem  $x + 1$ ten Jahrring der schwächern Seite. Die ersten Jahrringe sind dagegen für sich zu betrachten. Leider war die ganze langwierige Untersuchung bereits ausgeführt, als ich das Uebel bemerkte.

Als interessantes Ergebniss ist zu betrachten die Thatsache, dass das differenzirt verholzte Holz nicht in allen Jahrringen eines gewöhnlich gebauten Hochstammes an dessen Stammende vorkommt, sondern frühzeitig, hier mit dem 23. Jahrring aufhört. Stärker verdicktes differenzirt verholztes Holz im ersten Frühlingsholze der Jahrringe hört hier sogar schon mit dem 6. Jahrring auf. Sehen wir nun im Wipfelstücke das differenzirt verholzte Holz im Stamme als Fortsetzung desselben Holzes auf der Astunterseite auftreten, finden wir ferner, dass es fern von den Aesten am Zopfende der Stämme nur sehr spärlich zu finden ist, so muss es auffallen, weshalb es hier am Stammende, am meisten von dem Einflusse der Aeste entfernt und unmittelbar über den Wurzeln, wo ich es noch nicht gefunden habe so reichlich auftritt, dass manchmal die ganze stärker entwickelte Seite des Stammes eine derartige Verholzungsweise zeigt, die jedenfalls nicht ohne Einfluss und zwar die technischen Eigenschaften des Holzes verschlechternd, ist.

## 2) 72jährige Stammscheibe aus dem Zopfende.

Ich habe von dieser Scheibe nur die schwächere Seite in einer vollständigen Reihe von Querschnitten vor mir.

**1. Jahrring.** Theile des Frühlingsholzes ein Holzzellen überall gleichförmig Streifen engerer, stärker verdickt, nach der Herbstgrenze dickter, aber regulär verholzter schmaler werdend, die letzte Reihe Zellen.

tafelförmig. In der Mitte des Jahrringes zeichnen sich 2 Streifen durch etwas stärkere Verdickung und differenzierte Verholzung aus.

**7. Jahrring.**

Regelmässig wie der 4. Jahrring.

**8. Jahrring.**

Wie der 6. Jahrring.

**9. Jahrring.**

**2. Jahrring.** Es lässt sich bereits deutlich eine stärkere Verdickung der Herbstlage erkennen; der innere Theil derselben ist differenziert verholzt aber kaum stärker verdickt, als die darauf folgende Lage. Der innere Theil der Herbstlage besteht aus bedeutend stärker verdickten Holzzellen, die regulär verholzt sind, während die darüber gelegenen Holzzellen differenziert verholzt sind.

**10—11. Jahrring.**

Regelmässig.

**3. Jahrring.****12. Jahrring.**

Aehnlich dem vorigen, aber die Herbstlage überall gleichförmig verdickt. In der Mitte des Jahrringes 2 Streifen stärker verdickter engerer Zellen, die entweder normal oder nur andeutungsweise differenziert verholzt sind. Regelmässig, aber in der Mitte der Frühlingschicht ein Streifen etwas engerer aber nicht stärker verdickter regulär verholzter Zellen.

**13—72. Jahrring.**

Regelmässig.

**4. Jahrring.**

Regelmässig gebaut, die Herbstlage schon aus bedeutend verdickten Zellen bestehend, welche hier also viel früher als am Stammende auftreten.

Das Holz am Zopfende unterscheidet sich also vom Stammende dadurch, dass hier die dickwandigen Herbstholzzellen viel früher auftreten und ferner durch die geringe Ausbildung des differenziert verholzten Holzes und der Bänder stärker verdickter Holzzellen.

**5. Jahrring.**

Wie der vorige.

**6. Jahrring.**

Regelmässig, aber im äussern



### 3) 35jährige Stammscheibe aus dem Wipfelstücke.

Wie schon erwähnt, wird das Holz im Stamm-Wipfel von den Aesten in der Weise beeinflusst, dass sich das braune differenzirt verholzte Holz der Astunterseite in den Stamm fortsetzt, welches in letzterem unter den Aesten röthlich gefärbte, differenzirt verholzte Flecken erzeugt. Liegen die Wipfeläste nahe über einander, so findet man jedem Aste entsprechend einen rothen Fleck in dem Querschnitte des Stammes. Namentlich tritt dies scharf hervor, wenn das Holz noch frisch ist.

Schwächere Seite.

Stärkere Seite.

#### 1. Jahrring.

Die Zellen gleichförmig ver- Wie auf der schwächern Seite, dickt, in der Herbstgrenze einige im Frühlingsholze zwei Streifen, Reihen tafelförmig verengt, aber durch geringern radialen Durch- nicht stärker verdickt. Etwas messer bei unveränderter Wan- über der Mitte im Frühlingsholze dungsdicke schwach hervortre- ein Streifen etwas stärker ver- tend. dickter, differenzirt verholzter Zellen.

#### 2. Jahrring.

Die Zellen der Herbstschicht Im äussern Theile des Früh- etwas stärker verdickt, sonst ohne lingsholzes ein Streifen etwas Abnormitäten. stärker verdickter, differenzirt ver- holzter Zellen, sonst wie auf der schwächern Seite.

#### 3. Jahrring.

Die Zellen der Herbstschicht Nicht untersucht. noch stärker als im 2. Jahrringe verdickt und differenzirt verholzt, sonst ohne Abnormitäten.

#### 4. Jahrring.

Wie der vorhergehende.

Regelmässig, die Zellen der Herbstlage stärker verdickt aber regulär verholzt.

#### 5. Jahrring.

Regelmässig, die aus 5 Zellen bestehende Herbstlage etwas stärker verdickt und regulär ver- holzt.

Wie auf der schwächern Seite.

## Schwächere Seite.

## Stärkere Seite.

## 6. Jahrring.

Das Herbstholz aus 2 Reihen Regelmässig, das Herbstholz etwas stärker verdickter regulär aus 3 Reihen stärker verdickter verholzter Zellen bestehend, sonst regulär verholzter Zellen bestehend. regelmässig.

## 7. Jahrring.

Regelmässig, das Herbstholz Regelmässig, das Herbstholz aus c. 7—8 Reihen stark ver- aus c. 17 Reihen stark verdickter dicker aber regulär verholzter differenziert verholzter Zellen bestehend. Zellen bestehend.

## 8. Jahrring.

Regelmässig, die Herbstlage Wie beim 7. Jahrringe, die aus c. 14 Reihen stark verdickter Herbstzellen weniger ausgeprägt regulär verholzter Zellen be- differenziert verholzt. stehend.

## 9. Jahrring.

Herbstlage aus 7 Zellreihen Wie auf der schwächern Seite, bestehend und regulär verholzt, die Herbstzellen regulär verholzt. sonst normal.

## 10. Jahrring.

Regelmässig, das Herbstholz Regelmässig, die Herbstlage mit engern Zellen beginnend. andeutungsweise differenziert oder regulär verholzt, mit engern Zellen beginnend.

## 11. Jahrring.

Regelmässig, die Zellen der Wie auf der schwächern Seite. Herbstschicht nur wenig stärker verdickt und regulär verholzt.

## 12—16. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

## 17—18. Jahrring.

Regelmässig.

Herbstholz aus einer breiten Lage differenziert verholzten Holzes bestehend.

## 19. Jahrring.

Regelmässig.

Herbstholz mit einer schwachen Andeutung differenzirter Verholzung, mit engern Zellen anfangend.

## Schwächere Seite.

## Stärkere Seite.

## 20. Jahrring.

Regelmässig.

Wie der 19. Jahrring, aber die Verengerung der Herbstholzzellen an der innern Grenze der Herbstschicht fehlend.

## 21. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

## 22. Jahrring.

Regelmässig.

Wie beim 20. Jahrringe.

## 23. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

## 24—35. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

Im Wipfelstücke sind also die Abnormitäten in den ersten Jahrringen nur gering, dagegen findet sich im Herbstholze häufig differenzirt verholztes Holz, als Fortsetzung des braunen Astholzes. Auffallender Weise sind aber nicht alle Herbststringe, in derselben radialen Richtung und also demselben Einflusse des darüber gelegenen Astes ausgesetzt, differenzirt verholz, man findet sowohl schmale als auch breite Herbstholzringe in derselben Richtung entweder differenzirt oder regulär verholz.

## 4) 21jähriger Stammwipfel.

## Schwächere Seite.

## Stärkere Seite.

## 1. Jahrring.

Holzzellen gleichförmig, nach Ebenso.  
der Herbstgrenze etwas enger.

## 2. Jahrring.

Wie der 1. Jahrring.

Wie der 1. Jahrring.

## 3. Jahrring.

Das Frühlingsholz mit einer Regelmässig, die Zellen der Lage stärker verdickter, differen- Herbstgrenze wie auf der schwäch- zirt verholzter Zellen beginnend. chern Seite.  
Ein gleicher Streifen in der Mitte des Jahrringes. Die Zellen der Herbstgrenze nicht stärker verdickt.

Schwächere Seite.

Stärkere Seite.

## 4. Jahrring.

Regelmässig, die Zellen der Herbstgrenze nicht stärker verdickt.      Regelmässig, die Zellen der Herbstgrenze etwas stärker verdickt.

## 5. Jahrring.

Regelmässig; die Zellen der Herbstgrenze schon auffallender verdickt.      Ebenso, ausserdem im Frühlingsholze ein Streifen engerer aber nicht stärker verdickter Zellen bemerkbar.

## 6. Jahrring.

Regelmässig.

Im Frühlingsholze zwei Streifen stärker verdickter Zellen bemerkbar.

## 7—21. Jahrring.

Regelmässig.

Regelmässig.

Lyck, den 26. April 1872.

#### 4. Ueber das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz im Hochstamme.

Es ist von Mohl (bot. Zeitg. 1862, p. 228) angegeben worden, dass bei den von ihm untersuchten Nadelhölzern im Stamme bei üppiger Entwicklung des Holzes und Bildung breiter Jahrringe vorzugsweise das dünnwandige Frühlingsholz an Breite zunimmt, während bei schmalen Jahrringen das Herbstholz einen desto grössern Theil der Gesamtmasse bildet, je dünner dieser ist. Bei der Wurzel dagegen nimmt mit der Breite der Jahrringe vorzugsweise das Herbstholz zu.

Ich habe zur Ermittlung dieser Frage einen über 100jährigen Stamm in 4 Abschnitten untersucht nemlich 1., am Stammende, 2., am Zopfende, 3. und 4., im Wipfel. Obwol es sehr zu wünschen gewesen wäre, dass ich noch zwischen Stamm- und Zopfende 2 Scheiben geprüft hätte, so wird doch schon das vorhandene Material genügen, ein anderes Gesetz, als das von Mohl aufgestellte, zu begründen.

Ich habe jede Scheibe nur in zwei Richtungen, dem grössten und kleinsten Radius entsprechend, untersucht; hätte ich in 4 Richtungen geprüft, so wäre wol die Genauigkeit der Mittelwerthe grösser, es ist aber nicht zweifelhaft, dass die Differenz zwischen den genauern und den gewonnenen Mittelwerthen geringer ist, als die bedeutende Differenz zwischen den Mittelwerthen desselben Jahrringes in den verschiedenen Stammhöhen. Die ersten Jahrringe, bei denen das Herbstholz noch nicht oder nur undeutlich stärker verdickt ist, lasse ich unberücksichtigt.

Die Messungen wurden natürlich an mikroskopischen Präparaten ausgeführt und als Grenze zwischen Herbst- und Frühlingsholz die Stelle angenommen, an der die Zellen schon eine ersichtlich stärkere Verdickung bemerken lassen. In der beifolgenden Tabelle habe ich die Maasse in Millimetern übersichtlich zusammengestellt. Die oberste Scheibe aus dem Wipfel (siehe Tabelle, Columme rechts) hat 21 Jahre und 15 Jahrringe mit deutlich verdicktem Herbstholze. Hier ist die Differenz zwischen Herbstholz und Frühlingsholz, obwol hier die Jahrringe am engsten sind, am grössten: bei 0,82mm. mittlerer Breite der einzelnen Jahrringe ist das mittlere Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz = 1 : 9,1, die mittlere Breite des Herbstholzes = 0,08mm. Dieselben 15 äussern Jahrringe bei der 35jährigen Scheibe massen im Mittel jeder 1,06mm., das Herbstholz 0,15mm., das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz = 1 : 6,6. Bei der 72jährigen Scheibe aus dem Zopfende ist bei einer mittlern Breite der 15 äussern Jahrringe von 1,28mm. das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz = 1 : 4,6, die mittlere Breite des Herbstholzes = 0,28mm. Bei dem 105jährigen Stammende endlich sind diese 15 äussern Jahrringe am breitesten, massen nemlich 1,85mm. im Mittel. Statt dass nun hier, bei Anwendung der Mohl'schen Regel, das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz am grössten wäre, ist es umgekehrt am kleinsten, nemlich = 1 : 2,6. Die mittlere Breite des Herbstholzes ist hier am grössten, nemlich = 0,56mm. Es ergibt sich also für die 15 äussern Jahrringe ein stetiges Wachsen der Breite der Herbstholzringe und eine stetige Verringerung der Differenz zwischen Herbst- und Frühlingsholz. Bei der 35jährigen Stammscheibe messen die nächst folgenden 15 Jahrringe (6—20), die der Zone angehören, in der die Jahrringe normaler Weise die grösste Breite haben, im Mittel 1,50mm, das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz ist = 1 : 7,9.

Bei der 72jährigen Stammscheibe ist die mittlere Breite dieser 15 Jahrringe (43—57) etwas geringer, nemlich = 1,41 mm., das Verhältniss dagegen zwischen Herbst- und Frühlingsholz unverhältnissmässig verringert, nemlich = 1 : 3. Bei der 105jährigen Scheibe endlich sind diese Jahrringe (76—90) wieder am breitesten nemlich 1,74 mm., dagegen die Differenz zwischen Herbst- und Frühlingsholz am geringsten, nemlich = 1 : 2.

Untersuchen wir die Columnne der 72jährigen Scheibe, so finden wir bei der innersten Gruppe von 15 Jahrringen (13—27), die zum Theil derjenigen Schicht angehören, wo die Jahrringe die grösste Breite erlangen, die mittlere Breite der Jahrringe = 1,91 mm. das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz = 1 : 5,1. Bei den darauf folgenden 3 Gruppen von 15 Jahrringen verringert sich die Breite der Jahrringe und zunächst dem entsprechend die Differenz zwischen Herbst- und Frühlingsholz, welche indess in den äussern 15 Jahrringen, die am schmalsten sind, wieder zunimmt. Diese scheinbare Bestätigung der Mohl'schen Regel für dieselbe Scheibe bei den 2 mittlern Gruppen von 15 Jahrringen wird also durch die 15 äussern Jahrringe wieder aufgehoben. Bei diesen müsste im Verhältniss zu der obersten Gruppe (13—27) das Verhältniss = 1 : 3, 3 sein, während es factisch = 1 : 4, 6 ist. Diese Vergrösserung der Differenz zwischen Herbst- und Frühlingsholz in den äussern Jahrringen derselben Scheibe alter Stämme ist wol kein Zufall sondern Regel; wir finden dasselbe bei der 105jährigen Scheibe, wo die mittlere Breite der äussern Jahrringe zwar wieder etwas, die Differenz dagegen zwischen Herbst- und Frühlingsholz beträchtlich gestiegen ist. Doch bedarf diese Frage noch weiterer Prüfung. Vergleichen wir bei der 72jährigen Scheibe die von Aussen 2te Gruppe von 15 Jahrringen (43—57) mit den entsprechenden 15 Jahrringen der 105jährigen Scheibe (76—90), so finden wir dort die mittlere Breite der Jahrringe = 1,41 mm., das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz = 1 : 3; dagegen bei der 105jährigen Scheibe bei grösserer Breite der Jahrringe (nemlich 1,74 mm.) das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz ungleich geringer, nemlich = 1 : 2. Vergleicht man endlich die 2 innern Gruppen von 15 Jahrringen der 72jährigen Scheibe (13—27 und 28—42) mit den entsprechenden Gruppen der 105jährigen Scheibe, so findet man zwar die mittlere Breite der Jahrringe bei der 105jährigen Scheibe, die schon weiter von der Zone grösster Jahrringsbreite entfernt sind

geringer als bei der 72jährigen Scheibe, das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz dagegen ist viel kleiner, als es der geringern Breite nach Mohl's Regel erwarten liesse. Vergleicht man schliesslich die 60 äussern Jahrringe der 105jährigen und 72jährigen Scheibe, so ist bei jener die mittlere Jahrringsbreite = 1,53 mm., bei der 72jährigen = 1,55 mm., also bei beiden nahezu gleich, dagegen ist die Differenz zwischen Herbst- und Frühlingsholz bei der 105jährigen Scheibe auffallend geringer nemlich wie 1 : 2,17, während sie bei der 72jährigen sich wie 1 : 3,95 verhält.

Es besteht also bei denselben Jahrringen ein bedeutender Unterschied zwischen Herbst- und Frühlingsholz nach der Höhe, welcher ganz unabhängig ist von der Breite der Jahrringe. Die Breite des Herbstholzes nimmt von Oben nach Unten beträchtlich zu und es ist deshalb nicht zu verwundern, dass sie in der Wurzel, als Fortsetzung des Stammendes noch beträchtlicher als im Stammende selbst ist.

Um mir über das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz in geringern Abständen Aufklärung zu verschaffen, untersuchte ich die 3 äussern Jahrringe einer mehr als 100jährigen (vermuthlich c. 130jährigen) Kiefer von gutem Wuchse. Da wo der Stamm dicker war, entnahm ich von 4—5 Stellen in jeder Höhe Proben, im obern Wipfel nur von 3 Stellen. Dadurch sind die erhaltenen Mittelwerthe als die nahezu richtigen zu betrachten.

Bei der nachstehenden Tabelle sind in der ersten Columnne die Angaben für die 3 Jahrringe, die von Aussen nach Innen mit  $x$ ,  $x-1$  und  $x-2$  bezeichnet sind, enthalten; in der zweiten Columnne sind die Mittel aus den drei Jahrringen angegeben, in der dritten Columnne endlich das Verhältniss zwischen Herbstholz und Frühlingsholz aus den Mittelwerthen berechnet.

Höhe.	Schicht des Jahrringes.	x. Jahrring.	x-1. Jahrring.	x-2. Jahrring.	Mittel.			Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz bei den 3 Jahrringen.
					Frühlingsholz.	Herbstholz.	Ganzer Jahrring.	
1 m.	Frühlingsholz.	0,91	1,78	1,69	1,46			1 : 2,5
	Herbstholz.	0,65	0,48	0,60		0,57	2,03	
2 m.	Frühlingsholz.	0,69	1,48	1,30	1,15			1 : 2,1
	Herbstholz.	0,60	0,30	0,69		0,53	1,68	
4 m.	Frühlingsholz.	0,83	1,52	1,17	1,17			1 : 2,5
	Herbstholz.	0,52	0,34	0,48		0,45	1,62	
6,3 m.	Frühlingsholz.	0,91	1,69	1,43	1,34			1 : 2,9
	Herbstholz.	0,39	0,39	0,60		0,46	1,80	
8 m.	Frühlingsholz.	0,65	1,52	1,26	1,14			1 : 3
	Herbstholz.	0,30	0,39	0,43		0,37	1,51	
10 m.	Frühlingsholz.	0,78	1,52	1,60	1,30			1 : 3,9
	Herbstholz.	0,34	0,26	0,39		0,33	1,63	
12 m.	Frühlingsholz.	0,96	1,48	1,39	1,27			1 : 3,9
	Herbstholz.	0,39	0,22	0,39		0,33	1,60	
14,3 m.	Frühlingsholz.	1,00	1,74	1,60	1,45			1 : 5
	Herbstholz.	0,30	0,22	0,34		0,29	1,74	
18 m.	Frühlingsholz.	0,83	1,13	1,13	1,03			1 : 4,7
	Herbstholz.	0,22	0,17	0,26		0,22	1,25	
20 m.	Frühlingsholz.	0,83	1,17	1,09	1,03			1 : 5,1
	Herbstholz.	0,17	0,13	0,30		0,20	1,23	
24 m.	Frühlingsholz.	0,60	0,83	0,87	0,77			1 : 7,7
	Herbstholz.	0,09	0,09	0,13		0,10	0,87	
25,6 m.	Frühlingsholz.	0,52	0,69	0,69	0,63			1 : 7
	Herbstholz.	0,09	0,04	0,13		0,09	0,72	
27 m.	Frühlingsholz.	0,45	0,59	0,61	0,53			1 : 10,6.
	Herbstholz.	0,05	0,04	0,06		0,05	0,58	

Vergleicht man die mittlere Breite des Herbstholzes in den 3 Jahrringen von Oben nach Unten, so findet man eine stetige Zunahme der Breite desselben von 0,05 mm. zu 0,57 mm., nur in 4 m. Höhe findet eine unbedeutende Schwankung statt. Das Frühlingsholz zeigt mit mancherlei Abweichungen zunächst ein Steigen der Breite von Oben nach Unten, dann Abnahme und Unten wieder ein Steigen.

Da die Festigkeit, Schwere und technische Brauchbarkeit des Kiefernholzes ohne Frage vorzugsweise von dem festen Herbstholze abhängt, so ist die gefundene Thatsache, dass das Herbstholz unten am Stamme am stärksten entwickelt ist und stetig nach dem Wipfel an Breite abnimmt, von grossem Interesse. Es steht damit im Einklange die Angabe von Nördlinger (technische Eigenschaften der Hölzer p. 130), dass das Holz am obern Schafte



leichter sei, als am untern, es stimmt ferner damit die Thatsache, dass als Nutzholz nur das Holz vom Stammende Verwendung findet. Namentlich wird aber die Brennkraft im Wipfel eine viel geringere als in den untern Stammenden sein.

Aber auch für den Baum und natürlich für diesen zunächst hat die Thatsache, dass das Herbstholz unten viel stärker entwickelt ist als im Wipfel, eine grosse Bedeutung. Bedenkt man, dass bei einem schlanken Hochstamme die Zerbrechlichkeit durch Stürme von Oben nach Unten bedeutend zunimmt, und dass vermuthlich die grössere Dicke des Stammes am Stammende allein nicht ausreicht um hier eine gleiche Widerstandskraft wie im obern Schafte herzustellen, so muss man überrascht sein, dass durch den Bau des Holzes selbst diese vermehrte Widerstandskraft hergestellt ist. Es stellen die nach Oben sich verschmälernden Herbstlagen gewisser Massen ein nach Unten an Festigkeit zunehmendes Gerippe vor, an welches sich die dünnwandigen und schwachen Frühlingsholzlagen anlegen.

Lyck, den 29. April 1872.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tab. V.

Fig. 1. Querschnitt durch das Cambium und das sich entwickelnde Holz des 8. Jahrringes einer c. 12' hohen Kusselkiefer. Anfangs Juli.

Fig. 2. Querschnitt durch das Cambium und die jüngsten Holzzellen von der Stammbasis einer mehr als 100jährigen Kiefer im August.

### Tab. VI.

Fig. 1. Wie Fig. 2 der vorigen Tab., eine einzige radiale Reihe, mit den stäbchenförmigen Leitersprossen.

Fig. 2. Querschnitt durch das Cambium und die jüngsten Holzzellen von der Basis einer c. 60jährigen Kiefer. Ende August.

Fig. 3. Querschnitt durch das Cambium und die jüngsten Holzzellen von der Basis einer über 100jährigen Kiefer. August.

### Tab. VII.

Fig. 1. Querschnitt durch das Herbstholz der äussern Jahrringe einer mehr als 100jährigen Kiefer in 6,3m. Höhe nach der Maceration in chloresaurem Kali und Salpetersäure unter Chlorzinkjod.

Fig. 2. Wie Fig. 1.

Fig. 3. Querschnitt durch den jungen Bast (a), Cambium (b), junge unverdickte Holz (c) und das sich verdickende Holz (d) einer mehr als 100jährigen

Kiefer in c. 1 m. Höhe unter Chlorzinkjod. Am 18. Juni 1872 geschnitten, also den äussern Theil des Frühlingsholzes vorstellend.

Fig. 4. Wie Fig. 3 nur einige (Oben) der noch unverdickten sonst die sich verdickenden jungen Holzzellen darstellend.

#### Tab. VIII.

Fig. 1. Querschnitt durch das Cambium des sich bildenden Herbstholzes von der Basis einer c. 60jährigen Kiefer unter Chlorzinkjod. Am 24. August 1867 geschnitten.

Fig. 2. Querschnitt durch die jungen unverdickten und sich verdickenden Herbstholzzellen von der Basis einer mehr als 100jährigen Kiefer.

Fig. 3. Querschnitt durch die sich verdickenden, differenziert verholzten Holzzellen eines 31jährigen Wipfelastes einer mehr als 100jährigen Kiefer unter Chlorzinkjod.

Fig. 4. Querschnitt durch das junge Holz einer c. 100jährigen Stamm-basis, die vom 2. August — 14. October in zweifach chromsauren Kali gelegen, unter Chlorzinkjod. Die secundäre Membran der jungen Holzzelle hat sich sammt dem Primordialschlauche von der primären Membran losgelöst.

#### Tab. IX.

Fig. 1. Radialschnitt durch Cambium und die jüngsten Holzzellen, die Anfänge der Tüpfelbildung zeigend von einer mehr als 100jährigen Kiefer in 1 m. Höhe.

Fig. 2. Wie Fig. 1, junge Holzzellen mit den Primordialsüpfeln.

Fig. 3. Radialschnitt durch das junge die Tüpfelbildung zeigende Holz des ersten Jahrringes einer jungen Kiefer.

Fig. 4. Querschnitt durch das junge unmittelbar unter dem Cambium gelegene Holz; zeigt die Bildung der Primordialsüpfel, von einer mehr als 100jährigen Kiefer in 1 m. Höhe entnommen.

Fig. 5. Wie Fig. 4.

#### Tab. X.

Fig. 1. Querschnitt durch das junge Holz einer mehr als 100jährigen Kiefer in 1 m. Höhe. Zeigt die Bildung der scheibenförmigen Verdickung der Hofscheidewand und einen jungen Hof in Bildung.

Fig. 2. Von derselben Kiefer wie Fig. 1; Tangentialschnitt durch eine junge Holzzelle, die Bildung der Primordialsüpfel zeigend.

Fig. 3. u. 4. Von derselben Kiefer; Querschnitte durch die die Hofentwicklung zeigenden jungen Holzzellen.

Fig. 5—10. Wie Fig. 3 u. 4. Querschnitte durch Holzzellen, welche den Hofüpfel bilden, unter Chlorzinkjod.

Fig. 11. Ein behörter Tüpfel des Frühlingsholzes schräg durchschnitten, zeigt die Schliessmembran der einen Hoföffnung.

Fig. 12. Querschnitt durch die Hofüpfel des Frühlingsholzes aus den äussern Jahrringen einer alten Kiefer in 6,3 m. Höhe.

Fig. 13. Querschnitt durch den Hofüpfel aus dem Frühlingsholze des 12. Jahrringes einer 67jährigen Scheibe vom Zopfende.

Fig. 14. Querschnitt durch den Hofüpfel aus dem Frühlingsholze des 7. Jahrringes einer 67jährigen Scheibe vom Zopfende.

#### Tab. XI.

Fig. 1. Querschnitt durch den Hofüpfel aus der Herbstgrenze des 12. Jahrringes einer 67jährigen Scheibe vom Zopfende. Oben sieht man auch einen Markstrahlüpfel.

Fig. 2. Querschnitt durch den Hoftüpfel aus dem äussern Herbstholze des 15. Jahrringes einer 67jährigen Scheibe vom Zopfende.

Fig. 3. Querschnitt durch den Hoftüpfel aus dem Herbstholze der äussern Jahrringe einer c. 100jährigen Kiefer in 25,6 m. Höhe.

Fig. 4. Querschnitt durch den Hoftüpfel aus der Uebergangsstelle vom Frühlings- zum Herbstholze, aus den äussern Jahrringen einer alten Kiefer.

Fig. 5. Querschnitt durch den Hoftüpfel auf einer tangentialen Wand im Herbstholz des 12. Jahrringes einer 67jährigen Scheibe vom Zopfende.

Fig. 6. Querschnitt durch den Hoftüpfel aus dem Herbstholze des 45. Jahrringes einer 67jährigen Scheibe vom Zopfende.

Fig. 7. Querschnitt durch den Hoftüpfel aus differenziert verholztem Stammholze.

Fig. 8. Wie Fig. 7 nach 21 stündiger Behandlung mit chloresaurem Kali und Salpetersäure (bei hoher Sommertemperatur) und Kochen in Chlorzinkjod.

Fig. 9. Stück einer Frühlings-Holzzelle im Radialschnitte durch den 67. Jahrring des 72jährigen Zopfendes einer mehr als 100jährigen Kiefer.

Fig. 10. Wie Fig. 9 aus dem 62. Jahrringe.

Fig. 11. Radialschnitt durch das Frühlingsholz der äussern Jahrringe einer mehr als hundertjährigen Kiefer in 6,3 m. Höhe mit Anilin gefärbt. Die Hoföffnung meist verschlossen, mit Ausnahme eines Hofes (a), bei dem die Schliessmembran durch das Messer fortgenommen war.

Fig. 12. Hoftüpfel schräge durchschnitten, mit Anilin gefärbt; die eine Oeffnung farblos, die andere durch eine rothe Membran verschlossen. Ebend. wie Fig. 11 entnommen.

Fig. 13. Entwicklung der grossen Tüpfel der Holzzellen neben den grossen Markstrahlen im Querschnitte durch das sich bildende Herbstholz der Stammbasis einer über 100jährigen Kiefer. Unter Chlorzinkjod.

Fig. 14. Querschnitt durch die jungen Tüpfel der Holzzellen neben den grossen Markstrahlen im äussern Theile des Frühlingsholzes einer mehr als 100jährigen Kiefer in 1 m. Höhe.

Fig. 15. Querschnitt durch den grossen Tüpfel der Holzzellen neben den Markstrahlen aus dem Herbst- und einer Frühlingsholzzelle der äussern Jahrringe einer alten Kiefer in 6,3 m. Höhe.

Fig. 16. Querschnitt durch den grossen Tüpfel der Holzzellen neben den grossen Markstrahlen aus Stammholz.

#### Tab. XII.

Fig. 1—7. Querschnitte durch den sich entwickelnden Harzgang des Stammholzes unter dem Herbstholze, Fig. 1, 2, 3 u. 6 aus dem 7. Jahrringe einer Kussel, die übrigen Figuren von der Stammbasis einer c. hundertjährigen Kiefer.

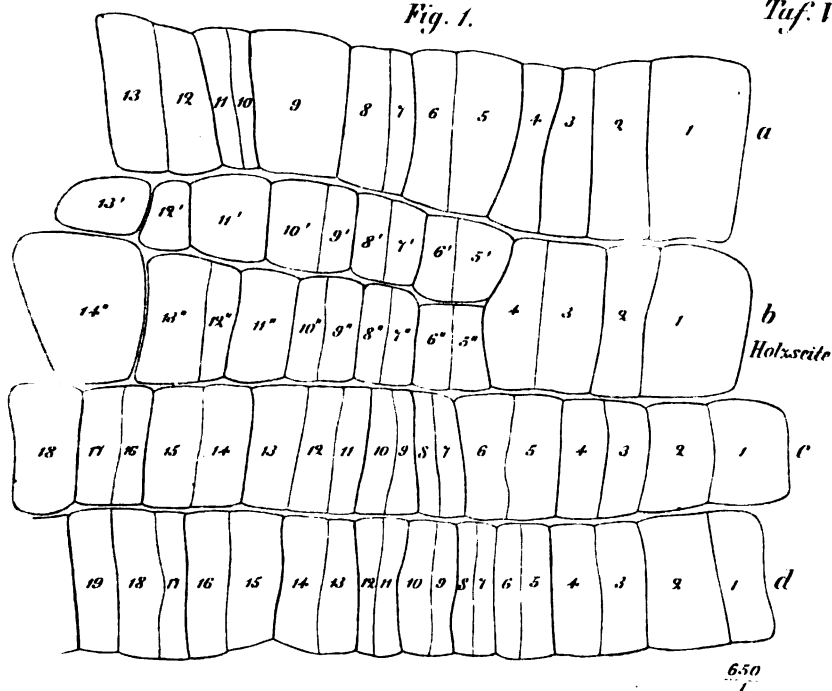
Fig. 8. Querschnitt durch das Cambium (b), das junge noch unverdickte Holz (c) und das sich verdickende Holz (d) mit dem an dessen äusserer Grenze gelegenen in Entwicklung begriffenen Harzgange h einer mehr als 100jährigen Kiefer in 1 m. Höhe.

#### Tab. XIII.

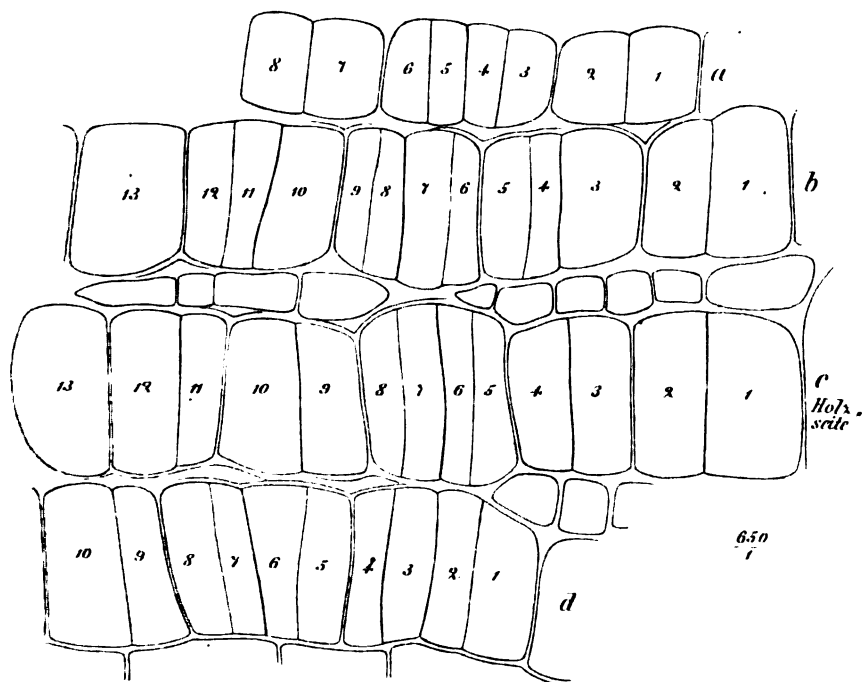
Fig. 1—12. Querschnitte durch den sich entwickelnden Harzgang aus der Markkrone des jungen Triebes einer 2- und 5jährigen Pflanze. (Fig. 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10 der 2jährigen Pflanze, die übrigen der 5jährigen Pflanze angehörig).

*Fig. 1.*

*Taf. V.*



*Fig. 2.*



*Samio ud nat. del.*

*C. Laue lith.*



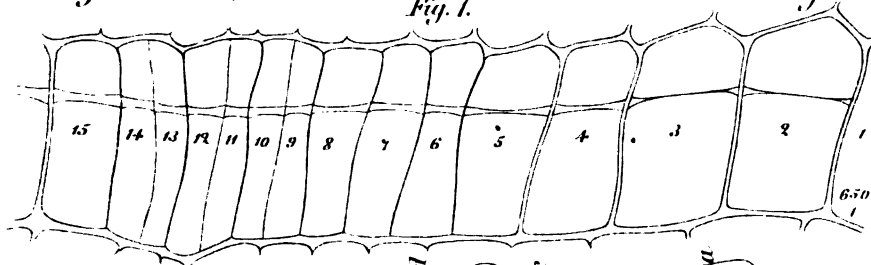


Fig. 2.

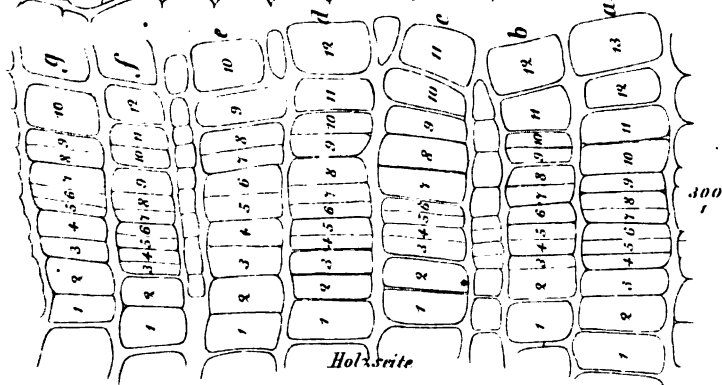
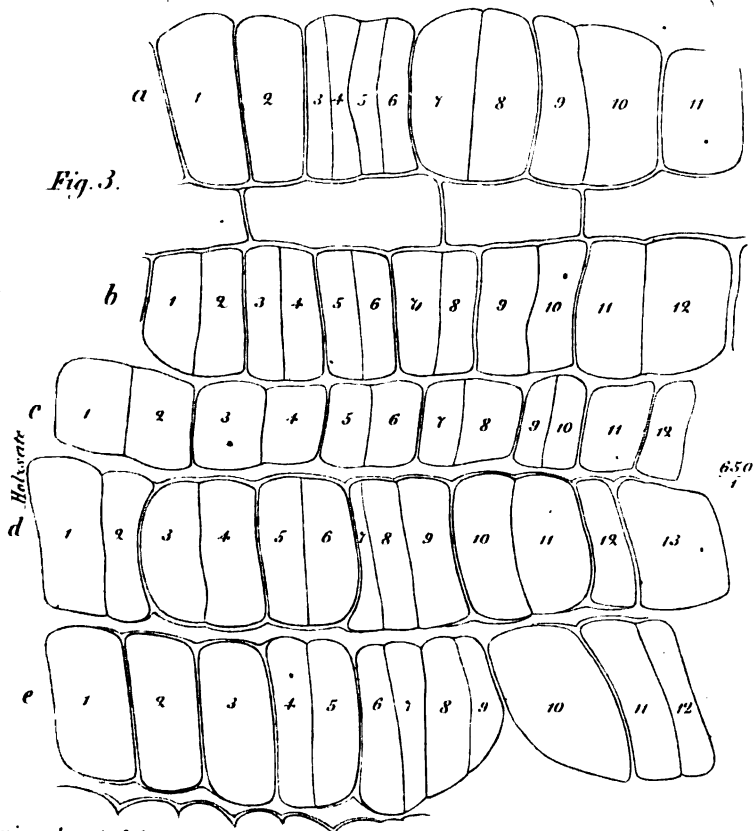


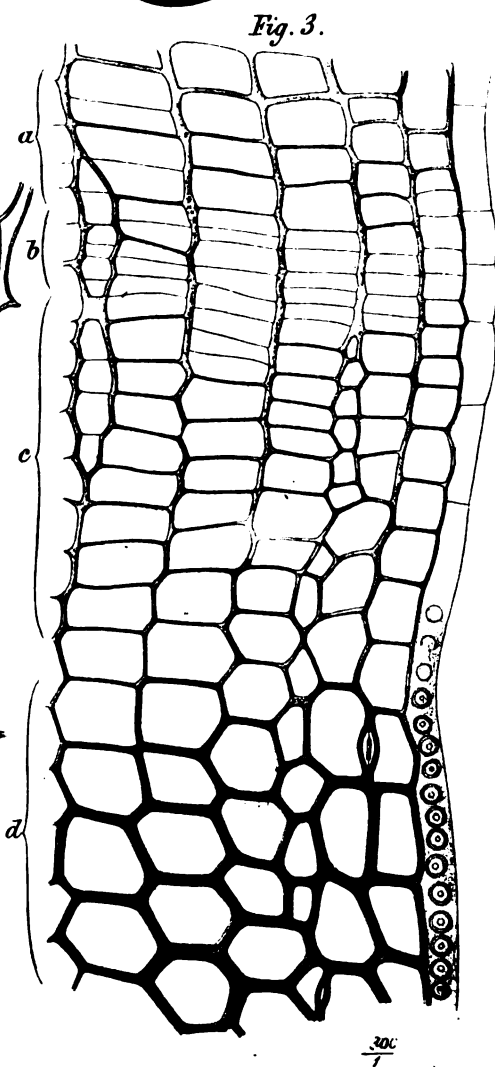
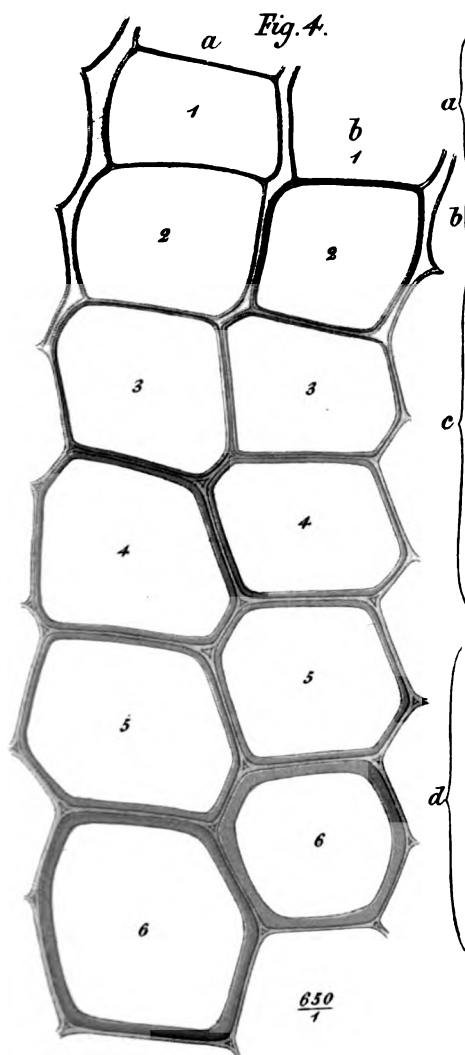
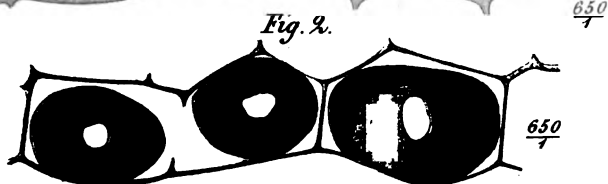
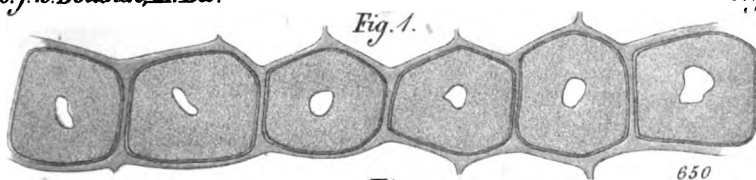
Fig. 3.



Sumio ad nat. del.

C. Lame titio.





*Sanio ad nat. del.*

*C. Laue lith.*





Fig. 1.

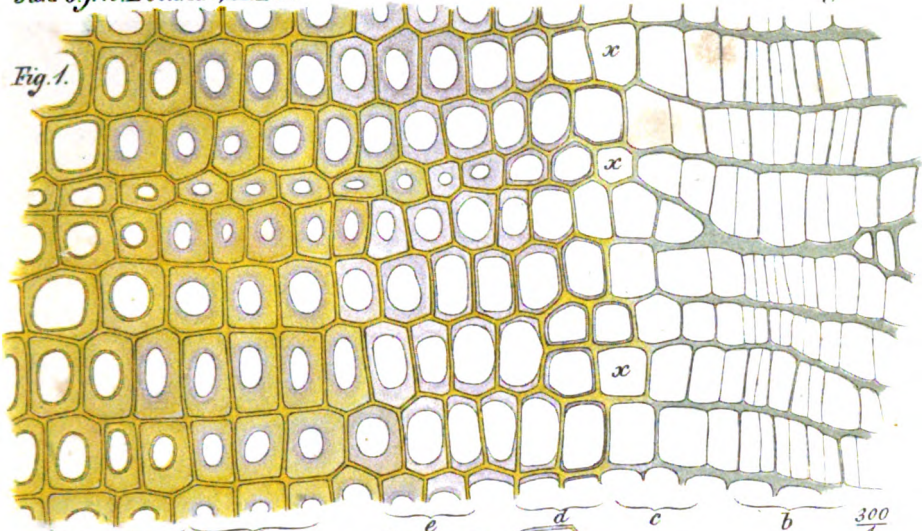


Fig. 3.

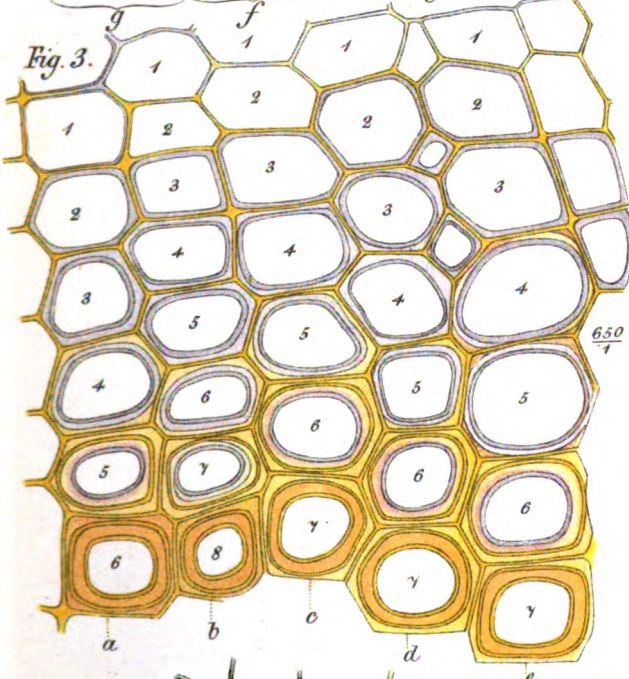


Fig. 4.

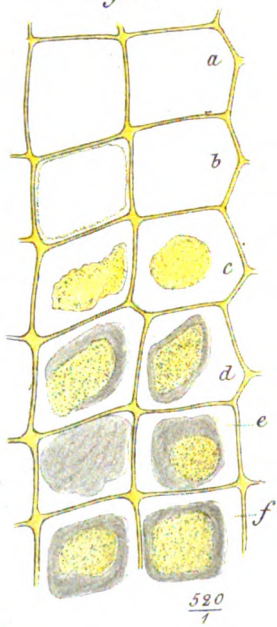
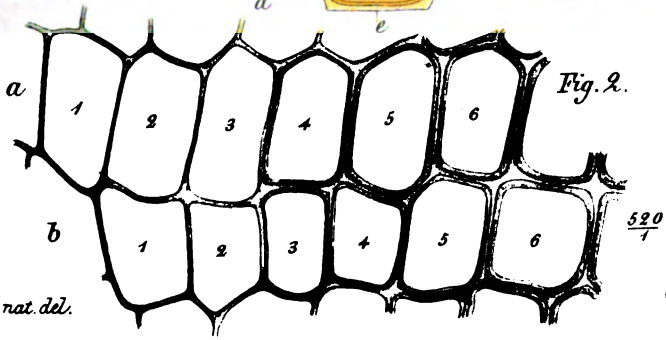


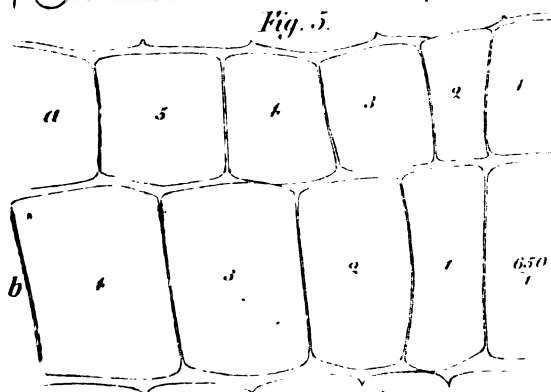
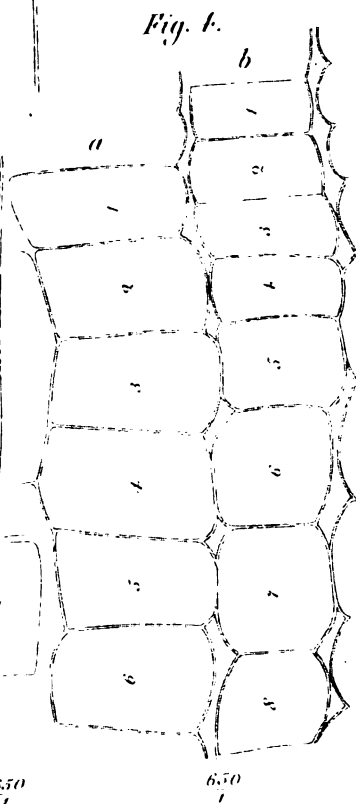
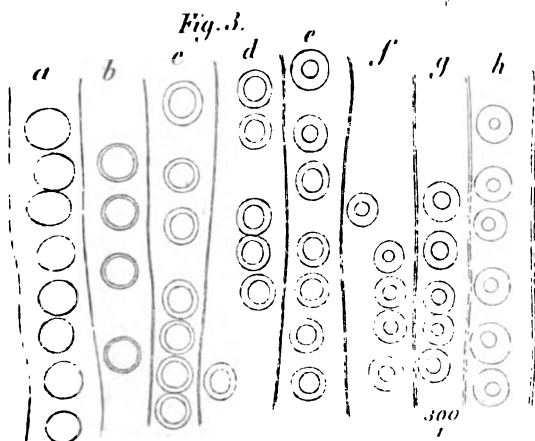
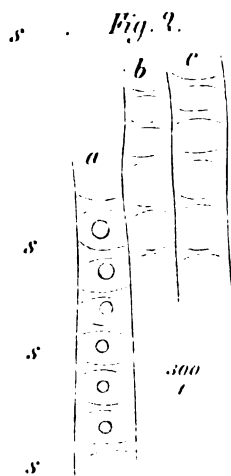
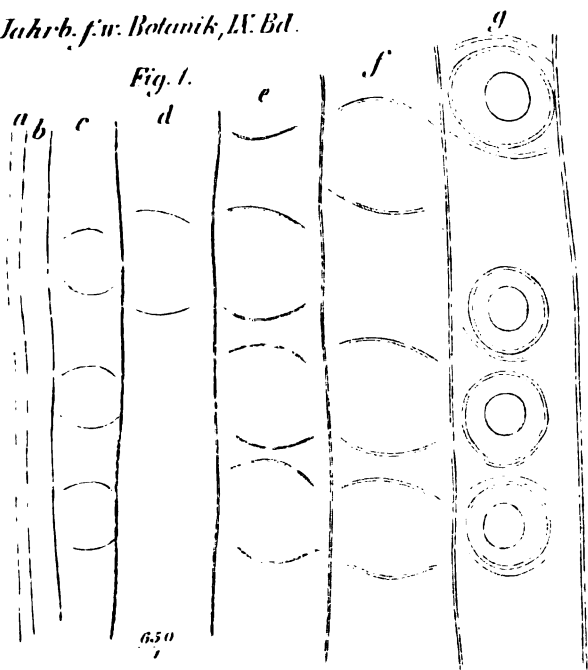
Fig. 2.



Sanio ad nat. del.

C. Lave lith.

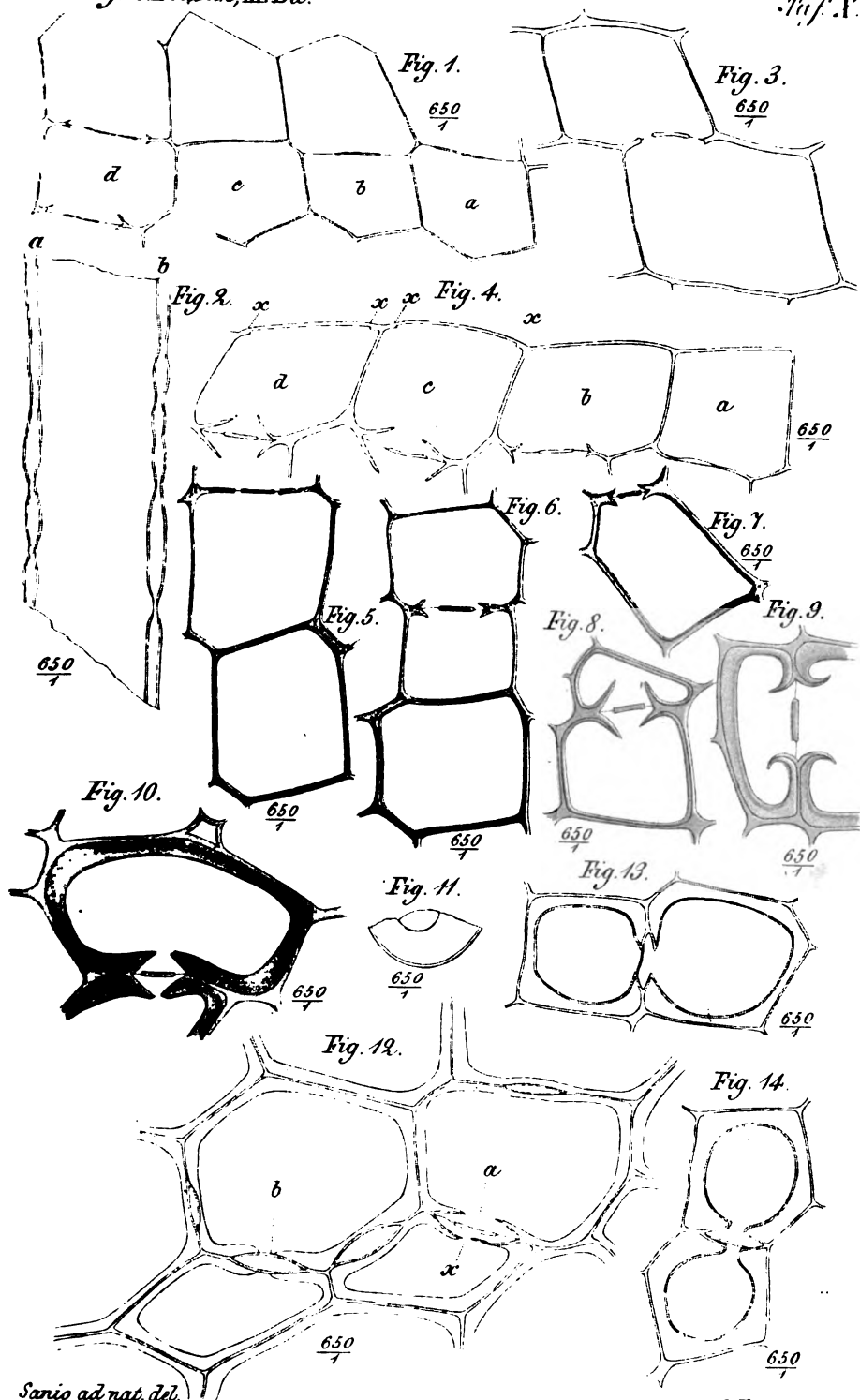




*Sanio ad nat. del.*

*L. Laue lith.*

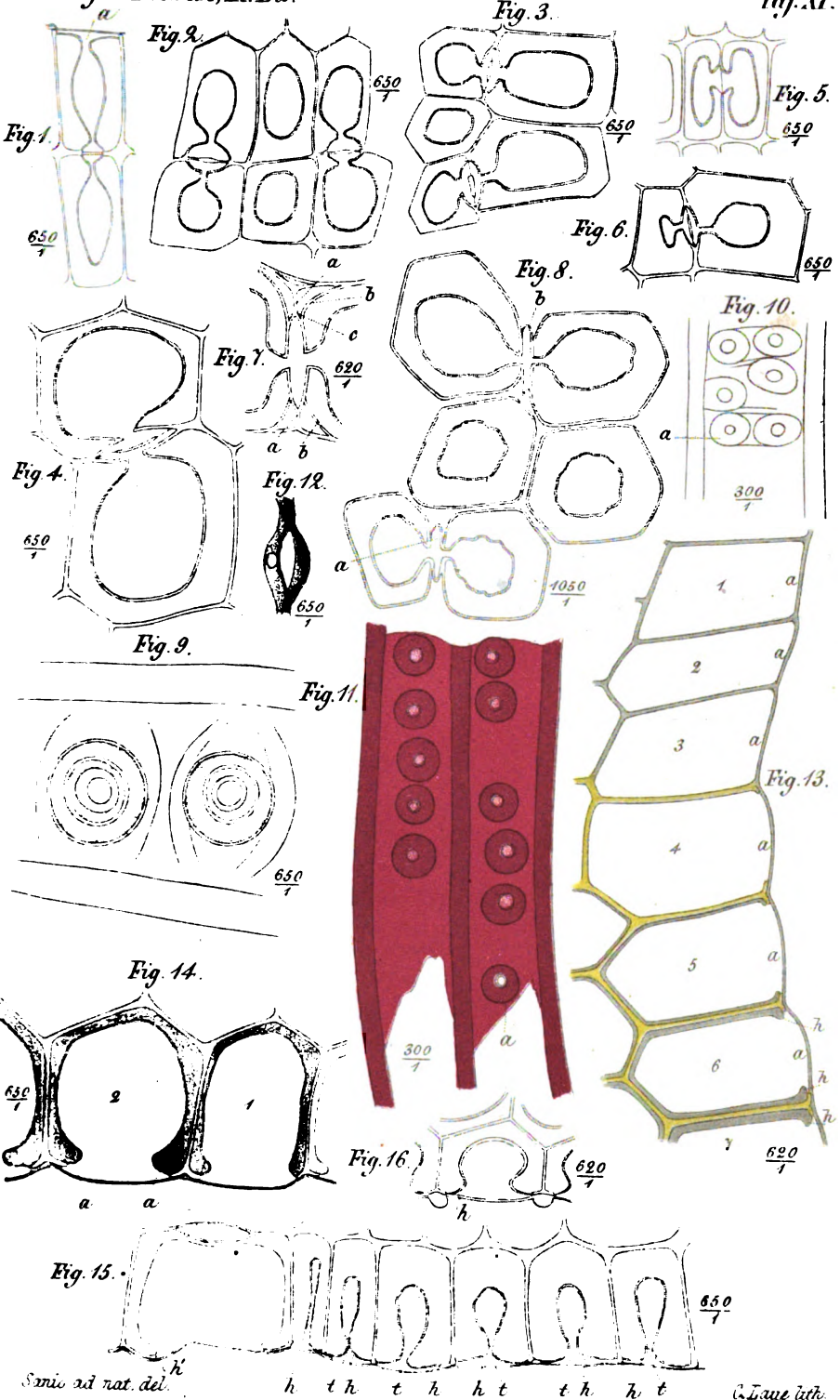




*Sanio ad nat. del.*

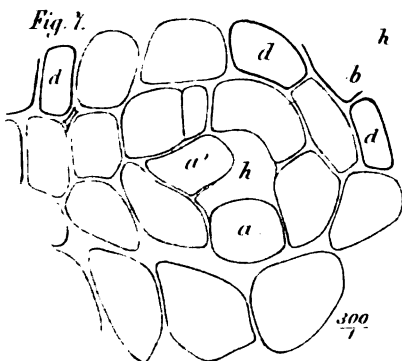
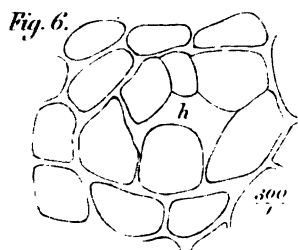
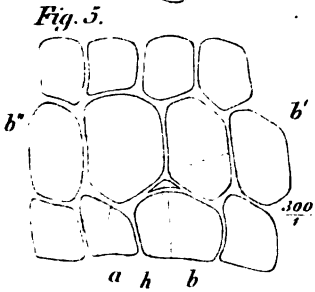
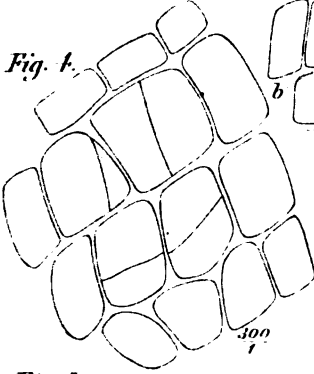
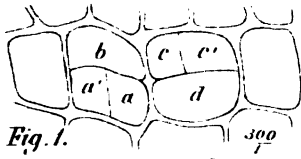
*C. Laue lith.*











Sanio ad nat. del.

Fig. 2.

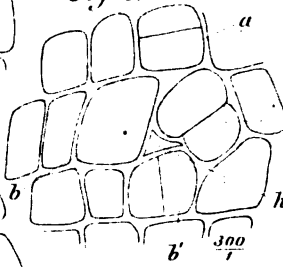


Fig. 3.

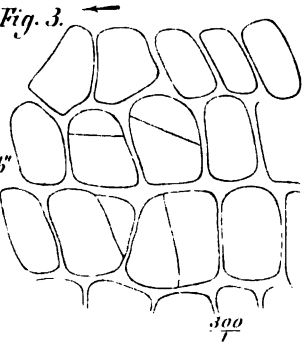
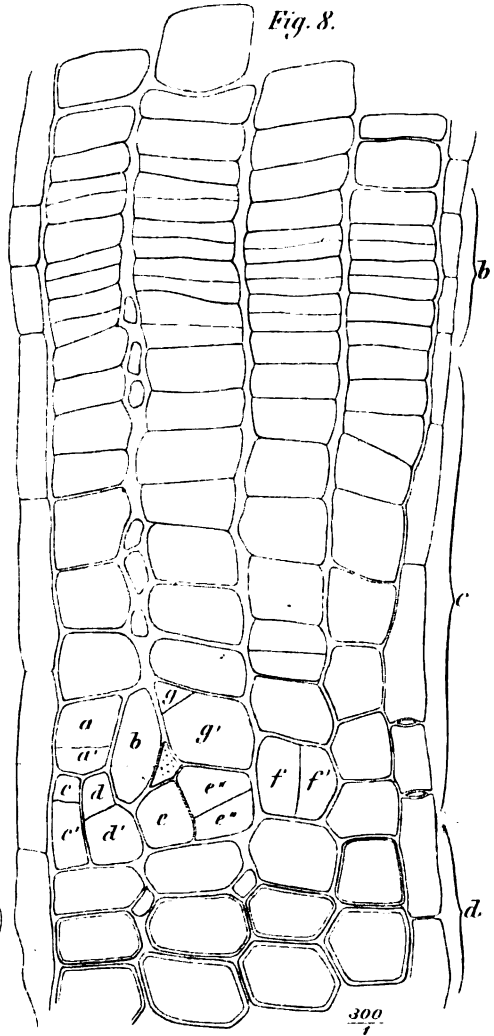


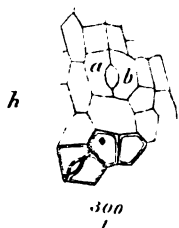
Fig. 8.



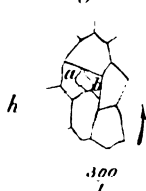
C. Laue lith.



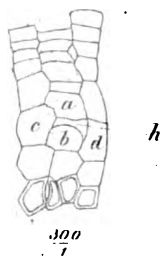
*Fig. 1.*



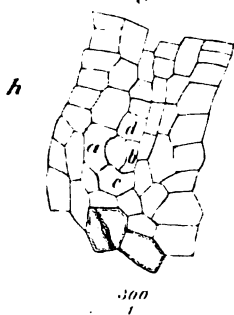
*Fig. 2.*



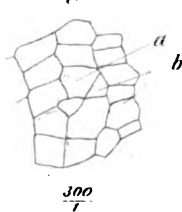
*Fig. 3.*



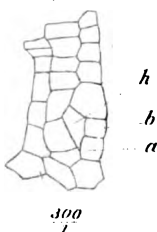
*Fig. 4.*



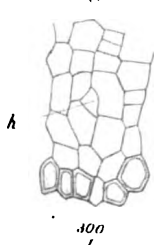
*Fig. 6.*



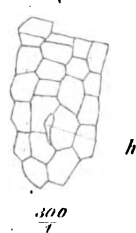
*Fig. 5.*



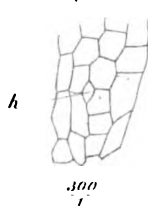
*Fig. 7.*



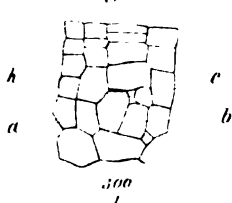
*Fig. 9.*



*Fig. 8.*



*Fig. 10.*



*Fig. 11.*



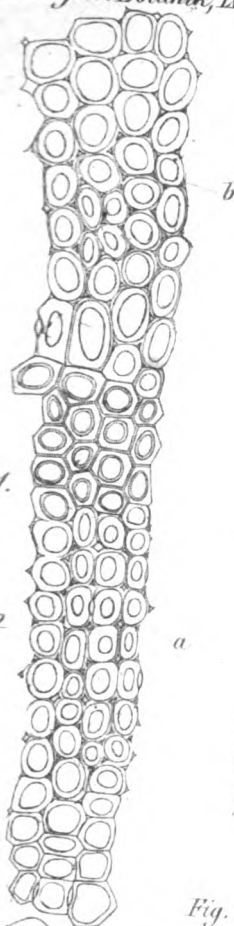
*Same as not did*

*C. Laure lith.*

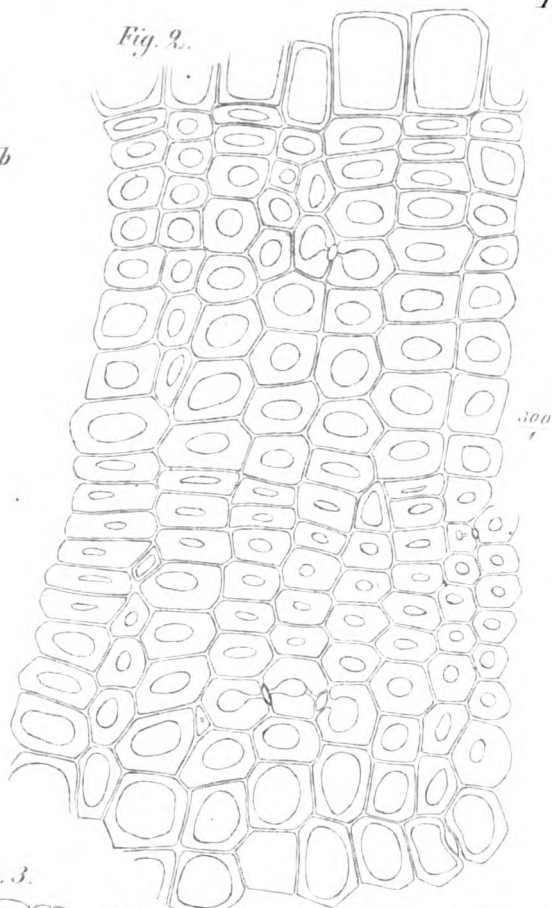


*Fig. 1.*

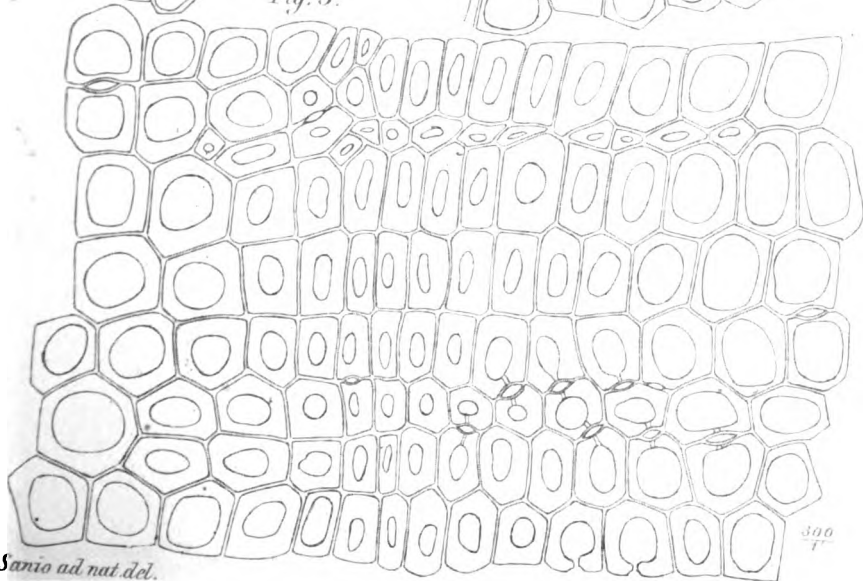
$\frac{300}{1}$



*Fig. 2.*



*Fig. 3.*



*Sanio ad nat. del.*

*C. Laue lith.*



## Tab. XIV.

Fig. 1. Querschnitt durch die Grenze zwischen dem 2. und 3. Jahrringe aus einer mehr als 100jährigen Stammbasis. Zeigt 2 Bänder stärker verdickter, differenziert verholzter Holzzellen (a und b).

Fig. 2. Querschnitt durch das Herbstholz des 50. Jahrringes derselben Stammscheibe.

Fig. 3. Querschnitt durch ein Band stärker verdickter und verengerter Zellen aus dem Frühlingsholze des 28. Jahrringes derselben Stammscheibe.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Prisma copirt, ausgenommen die Fig. 7, 8, 12, 16 der Tab. VII.

## Nachschrift.

In Bezug auf meine über die Grössenverhältnisse der Elementarorgane des Holzes gemachte Mittheilungen will ich mir noch nachträglich eine Bemerkung gestatten. Ich hatte nachgewiesen, dass bei den Laubhölzern die Elementarorgane des Holzes in den auf einander folgenden Jahrringen seltener die gleiche Grösse behalten (*Mahonia Aquifolium*), meistens dagegen theilweise oder sämmtlich an Grösse zunehmen. Wo bei den Gefässen eine Verringerung der Länge in den äussern Jahrringen nachzuweisen war, erklärte ich dieselbe einfach und richtig dadurch, dass hier die Gefässzelle aus der Cambiumzelle ohne deren Verlängerung entstanden und dass bei den weitem Gefässen der äussern Jahrringe die Verkürzung derselben durch die Lageveränderung der schiefen Endfläche der Cambiumzelle in die horizontale des Gefässes erfolge. Nur bei *Acacia longifolia* war die Verringerung der Länge so bedeutend, dass ich hier geneigt war, eine Quertheilung der zu Gefässen sich ausbildenden Cambiumzellen anzunehmen. Diese Annahme ist indess nicht zulässig. Ich habe in der Folge noch viel bedeutendere Verringerungen der Länge bei den Elementarorganen der äussern Jahrringe gefunden. Bei *Ochradenus baccatus*, einer zu den Resedaceen gehörigen Liane, die Dr. Schweinfurth an der nubischen Küste am Cap Elba gesammelt und mir mit andern Hölzern des tropischen Afrika freundlichst mittheilte, habe ich nachstehende Grössenverhältnisse gefunden:



Das untersuchte Stammstück ist 25mm. dick, die Zusammensetzung des Holzes im innern Theile (d. h. in den ersten Jahrringen) nach der Formel  $(hp + r) + l + (t + g)$ , im äussern Theile dagegen nach der Formel  $r + l + (t + g)$ . Das parenchymatische System lasse ich bei den Messungen unberücksichtigt.

	Libriform.	Gefässe.	Tracheiden.
1. Jahrring.	0,60 mm.	0,29 mm.	0,21 mm.
3mm. von der Markkrone {	0,65 mm.	0,18 mm.	0,18 mm.
5mm. von der Markkrone {	0,58 mm.	0,12 mm.	0,14 mm.
äusserster Jahrring. {	0,58 mm.	0,11 mm.	0,12 mm.

Die Gefässe und Tracheiden nehmen hier also in der Richtung von Innen nach Aussen bedeutend an Länge ab, das Libriform verlängert sich zuerst, wird dann wieder kürzer und bleibt zuletzt constant. Da die Grössenverringerung allmählig und stetig statt findet, so ist hier an eine vorhergehende Theilung der Cambiumzellen nicht zu denken, dagegen aus der Länge der Cambiumzellen, die ich an dem 25mm. dicken Stücke auf 0,11mm. bestimmte, der richtige Grund leicht zu folgern. Nimmt man an, dass die Cambiumzellen hier in allen Jahren gleich lang bleiben, also auch im innersten Jahrringe 0,11mm. massen, was schon aus ihrer geringen Länge zu schliessen ist, so verlängern sich dieselben in dem ersten Jahre, wenn sie zu Gefässen und Tracheiden sich umbilden am stärksten, in den folgenden Jahren wird die Verlängerung geringer, bis sie zuletzt aufhört und die Cambiumzellen unverlängert zu Gefässen und Tracheiden sich umbilden. Es folgert sich dies aus der gleichen Länge, die Cambiumzellen, Gefässe und Tracheiden im äussersten Jahrringe haben. Bilden sich dagegen die Cambiumzellen zu Libriform um, so erreichen sie, wie auch sonst nicht im ersten Jahre das maximum der Länge, sondern erst in den folgenden Jahrringen (hier in einer Entfernung von 3mm. von der Markkrone), diese Verlängerung wird darauf in ähnlicher Weise, wie bei den Gefässen und Tracheiden geringer, bis sie constant bleibt.

Es lassen sich nach meinen Untersuchungen die Grössenverhältnisse der Elementarorgane am zweckmässigsten nach dem Verhalten des Cambiums eintheilen und erhält man dann folgende Kategorien:

I. Die Cambiumzellen nehmen in den aufeinanderfolgenden Jahrringen allmählig an Grösse zu, bis diese constant wird.

- 1) Die Grössenzunahme des Cambiums als solchen ist bedeutend, dagegen die Verlängerung der jeweiligen Cambiumzelle bei ihrer Umänderung in eine Holzelementarzelle nur unbedeutend; die Zellen sind dann regelmässig in radiale Reihen geordnet, die nur durch die Erweiterung der Gefässe theilweise unterbrochen werden. Sämmtliche Elementarorgane des Holzes nehmen an dieser Verlängerung in den aufeinanderfolgenden Jahrringen Theil. So die Coniferen und viele Laubbölzer mit radialer Anordnung der Holzelemente.
- 2) Die Grössenzunahme der Cambiumzellen in den aufeinanderfolgenden Jahrringen ist nur unbedeutend, die Verlängerung derselben bei ihrer Ausbildung zu Holzfasern bedeutend, und deshalb die Holzfasern unregelmässig angeordnet (*Rhamnus cathartica*).

II. Die Länge der Cambiumzellen bleibt in den aufeinanderfolgenden Jahrringen constant.

- 1) Sämmtliche Elementarorgane des Holzes behalten dieselbe Länge.
  - a. auch der Querdurchmesser der Holzelemente bleibt unverändert (*Mahonia Aquifolium*).
  - b. die grössern Gefässe des Frühlingsholzes werden in den äussern Jahrringen weiter (*Berberis vulgaris*)<sup>1)</sup>.
- 2) Gefässe und Tracheiden werden im innersten Jahrringe am längsten, nehmen darauf nach Aussen an Länge ab, bis sie auf die Länge der Cambiumzellen herabsinken; die Libriformzellen nehmen zuerst an Länge zu, dann wieder ab, worauf die Länge constant bleibt (*Ochradenus baccatus*).
- 3) Gefässe und Tracheiden behalten dieselbe Länge (ebenso die Ersatzzellen), das Libriform dagegen nimmt an Länge zu (*Caragana arborescens*, *Sarothamnus scoparius*<sup>2)</sup>). Ich zweifle nicht, dass ein grosser Theil der Leguminosen hierher gehört.

---

1) Mittlere Länge der Cambiumzellen bei ein- und fünfjährigem Holze = 0,18mm.

2) Bei *Caragana arborescens* beträgt die mittlere Länge der Cambiumzellen bei ein- und 24jährigem Holze 0,10mm. Für *Sarothamnus scoparius* habe ich die gleiche Länge der Cambiumzellen aus der Uebereinstimmung mit *Caragana arborescens* gefolgert; Messungen der Cambiumlänge besitze ich nur für das 6jährige Holz.

Bei dieser Abtheilung ist das Libriform, das sich aus kurzen Cambiumzellen durch beträchtliche Verlängerung bildet, so weit meine Erfahrungen reichen, stets unregelmässig angeordnet.

Schliesslich bemerke ich, dass bei dieser Abtheilung die Länge des Libriforms, weil sie nicht von einer allgemeinen Verlängerung des Cambiums herrührt, keineswegs, nachdem die Längenzunahme aufgehört, constant bleibt, sondern mancherlei Schwankungen unterworfen zu sein scheint, wie folgende Messungen bei *Caragana arborescens* beweisen.

1. Jahrring	M.-L. des Libriforms	0,32 mm.
3. -	- - -	0,39 -
6. -	- - -	0,45 -
9. -	- - -	0,43 -
12. -	- - -	0,41 -
15. -	- - -	0,41 -
20. -	- - -	0,41 -
22. -	- - -	0,40 -
24. letzter Jahrring -	- - -	0,44 -

Die Länge nimmt zuerst zu, dann wieder ab, wie bei *Ochradenus baccatus*, fängt aber schliesslich wieder an zu steigen. Ich vermuthete hier einen Rechnungsfehler, aber die Wiederholung der Messungen beim 24. Jahrring gab noch höhere Werthe nemlich 0,48 mm. Da bei sich nicht verlängerndem Cambium die Grössenzunahme der Elementarorgane nicht zwangsweise bedingt ist, so haben diese Schwankungen, die von der Zu- und Abnahme der Vegetationskraft herrühren mögen, an sich nichts Auffälliges.

Lyck, den 19. Juli 1873.

e Stammschl

Frühlings-  
holz

Herbstholz

Frühlings-

Stärkere Seite



# Die Spaltöffnungen der Carices.

Von

Dr. C. Zingeler.

In dem VII. Jahrgang der Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik veröffentlichte Dr. E. Pfitzer, Privat-Docent an der Universität zu Bonn, der jetzt einen Ruf nach Heidelberg erhalten hat, eine längere und instructive Abhandlung über das Vorkommen, die Bildung und den Bau der Spaltöffnungen bei den Gräsern. Er betrachtete dabei zugleich das Vorkommen der stomata in topographischer Beziehung und wies durch Zahlen nach, dass sich in dieser Hinsicht in der That bemerkenswerthe Thatsachen darbieten, die im Stande sind auch auf den physiologischen Charakter der betreffenden Gebilde Licht zu werfen.

Dieser, mit critischer Deutlichkeit gegebenen Arbeit ging eine kurze Uebersicht über die Ansicht voraus, die heute in der Wissenschaft über die Spaltöffnungen herrscht, sowie auch über die Arbeiten die von Hedwig<sup>1)</sup>, Anton Krock<sup>2)</sup> an bis jetzt über diesen Gegenstand geliefert worden sind. Desshalb halte ich es für überflüssig eine Uebersicht über die hierhin gehörige Literatur zu geben, da es ja doch nur eine Wiederholung dessen sei. Dagegen werde ich mir erlauben, da, wo es nöthig sein wird im Verlaufe der Abhandlung, jedesmal die betreffende Litteratur zu citiren.

## Vorkommen der stomata.

Es ist beachtungswerth zu sehen, wie ungemein zahlreich die Spaltöffnungen im Pflanzenreiche vertreten sind. Man kann fast behaupten, nach den verschiedenen Untersuchungen, die hierüber angestellt worden sind, dass alle die Pflanzen, die eine wirkliche

1) *Theoria generationis plantarum cryptogamarum* 1784.

2) *De plantarum epidermide* Halae 1800.

Epidermis haben auch stomata besitzen. Allerdings ist die Regel nicht ganz ohne Ausnahme, da z. B. die Pflanzen, die ganz im Wasser untergetaucht sind, keine stomata besitzen wie etwa: *Isoëtes lacustris*<sup>1)</sup>; dagegen die schwimmenden Pflanzen, die also mit einer Seite mit der Luft in Verbindung stehen, besitzen auf dieser Seite Spaltöffnungen. Ich habe solche gefunden an der Oberseite der Blätter von *Nuphar luteum* und *Nymphaea alba*. Auf der Unterseite der Blätter, so wie an dem Stengel, der ebenfalls im Wasser untergetaucht ist, fand ich keine. Ich hatte geglaubt einige am Kelche der *Nymphaea alba* zu finden, doch waren meine Untersuchungen nach dieser Richtung hin ohne Erfolg. Allerdings ist das Fehlen der Spaltöffnungen an den im Wasser untergetauchten, oder schwimmenden Blätter, resp. Unterseiten erklärbar, weil die Spaltöffnungen den Zweck haben, die Communication der Atmosphäre mit dem Innern der Pflanze zu vermitteln. Einige Pflanzen, die ich untersuchte, wie z. B. *Acorus calamus*, *Phragmites communis* hatten an den Theilen, die unter Wasser standen keine stomata, dagegen fanden sich solche oberhalb der Wasseroberfläche. Dieses war das Resultat vieler Untersuchungen. Bei mehreren *Phragmites*, die ich von einem andern Orte her nahm, fand ich zu meiner Ueberraschung auch stomata an den Theilen, die unter Wasser standen, allerdings bedeutend weniger als an den andern Theilen. An den unter Wasser stehenden Theilen fanden sich viele Kurzzellen. Die Exemplare, die ich untersuchte, standen ziemlich tief im Wasser. Ich erfuhr nun, dass das Wasser früher nicht so hoch gestanden habe und nur durch einen neuen Zufluss zu der Höhe gestiegen sei, die es jetzt zeigte, daher erklärte ich mir die Sache so: *Phragmites* c. ist eine perennirende Pflanze; sie hatte nun früher auf allen Theilen stomata entwickelt und die Anlage dazu liegt schon in der Wurzel; es haben sich daher die stomata vermöge dieser vorhandenen Anlage, trotzdem die Pflanze nunmehr unter Wasser steht, dennoch, wenn auch spärlicher entwickelt. Dass die Anlage schon im Samen oder in der Wurzel vorhanden ist, geht meiner Ansicht nach auch aus den Untersuchungen von Weiss hervor. Er zeigte, dass z. B. Pflanzen im Dunkeln aus Samen gezogen auch Spaltöffnungen entwickeln und zwar fast in gleicher Anzahl wie die von gleichem Samen im Lichte gezogenen Pflanzen.

---

1) Schacht, Anal. d. Ps. I.

Als Charakter einer Gattung oder Familie kann man die stomata nicht betrachten, da z. B. *Isoëtes hystrix* und *Duriëni* (auf Haiden) wieder stomata haben. Auffallend bleibt es dagegen immerhin, dass Landpflanzen wie *Epipogium gmelini*, *Monotropa hypopitys* u. a. keine Spaltöffnungen haben<sup>1)</sup>. Allerdings kann es möglich sein, dass doch noch bei einigen von diesen Ausnahmen stomata entdeckt werden. So hatte Rudolphi behauptet, dass die *Cineraria maritima*, *Cistus ladaniferus*, *Stachys lanata* u. a. auch keine stomata hätten. H. Krock<sup>2)</sup> wies aber bei *C. maritima* dennoch Spaltöffnungen nach und Dr. Czech<sup>3)</sup> fand sie bei *Cistus ladaniferus*. Ich habe *St. lanata* mehrfach untersucht, habe aber in der That keine stomata gefunden. Wenn sie hier wirklich fehlen, so mag das wohl in der ungemein grossen Anzahl von Haaren liegen, die hier die Stelle der Spaltöffnungen vertreten könnten. Weiss<sup>4)</sup> fand Spaltöffnungen bei *Najas* und *Potamogeton*, die ebenfalls keine haben sollten. Sie kommen auch vor an nicht grünen Theilen, wo sie Unger nicht vermuthete. Dr. Czech fand sie bei *Orobanche rubens*<sup>5)</sup>. Rudolphi fand sie ebenfalls an nicht grünen Theilen. Sie werden endlich gefunden bis zu den unterirdischen Theilen zu, an den Samen in Kapseln, wo sie Th. Hartig und Dr. Czech fanden. Das Schleiden sie an den Luftwurzeln von tropischen Pflanzen, wie z. B. an Orchideen fand, ist somit gar nicht auffallend mehr. Selbst an den Früchten lassen sich stomata auffinden.

Aus allen diesen Notizen sehen wir die ungemeine Verbreitung der Spaltöffnungen. Ich gehe nun zu den Carices selbst über und gebe erst eine Schilderung der Blätter derselben, da deren Construction auf Lagerung, Vertheilung und selbst auf die Bildung von Einfluss ist.

### Die Blätter der Carices.

Sie sind bekanntlich alle sehr schmal und linealisch, einige fadenförmig. Das breiteste Blatt, das die *C. maxima* hat, ist noch nicht von der Breite eines Blattes von *Hyacinthus orientalis*. Da aber trotzdem die Anzahl der Spaltöffnungen ziemlich gross ist,

1) Schacht a. a. O.

2) De plantarum epidermide observationes. Vratisloniae.

3) Bot. Zeitung 1865. No. 13.

4) Pringh. Jahrb. 1865.

5) a. a. O.



wie das unten gezeigt werden wird, so ist ihre Analysirung oft wegen der geringen Grösse mit Schwierigkeiten verbunden. Die Blätter sind alle ohne Ausnahme von Rippen durchzogen, die der Längsrichtung nach liegen, wie dies ja im Charakter der *Monocotyledonen* liegt. Ober- und Unterseite sind oft weniger unterschieden, oft aber stärker cuticularisirt. Viele Blätter haben starke Scheiden, die aber viel weniger gerippt sind. Auch der Stengel zeigt die Rippen, hier oft sehr dicht bei einander, was auf die Bildung und die Lagerung von Einfluss ist. Von beiden Seiten nach rechts und links fallen die Rippen ab und es zeigen sich die Reihen der Epidermiszellen dazwischen liegend, oft von strenger Regelmässigkeit. Die Reihen der Epidermiszellen, die den Rippen am nächsten liegen, haben etwas gewölbte Wände, dann treten die mehr regelmässigen Zellen auf, die oft eine starke Cuticula haben wie z. B. *C. glauca*, *maxima*, *paniculata* u. a. Sind die Furchen stark von Epidermiszellen-Reihen besetzt, so sind dieselben auch stets weniger regelmässig, was von dem Drucke herrühren mag, den dieselben aufeinander ausüben. Ist die Anzahl geringer, so treten sie fast immer in grosser Regelmässigkeit auf. Alles dieses gilt auch in Bezug auf die Stengel. Bei einigen sind die Ränder noch mit Zähnen und die Flächen mit Haaren besetzt; letztere aber immer spärlich. Ich habe welche gefunden bei *C. montana* und *microstyla*.

### Die Lagerung der Spaltöffnungen.

Es wurde schon oben gesagt, dass die stomata sich auf den einzelnen Theilen der Pflanzen sehr verbreitet finden. Gerade nicht so zahlreich treten sie bei den *Carices* auf. Ihre Lagerung ist sehr verschieden. Sie haben das aber auch mit andern Pflanzen gemein. A. v. Humboldt spricht hierüber schon in seiner Vorrede zu Ingenhous's Ernährung der Pflanzen.

So habe ich z. B. keine Spaltöffnungen gefunden an den Spelzen von verschiedenen *Carices*: *C. microstyla*, *curvula*, *sylvatica* und *teretiuscula*. Pfitzer<sup>1)</sup> hat zwar solche an den Spelzen von Gräsern gefunden. An den Hüllblättchen dagegen, so wie an den oft sehr dünnen Stielchen der Aehren habe ich Spaltöffnungen gefunden. Hier zeigt sich uns auch der Einfluss der Rippen. Die Stielchen haben nämlich oft sehr dicht nebeneinander liegende

1) a. a. O. Seite 552.

Rippen und die stomata erscheinen dadurch sehr in die Länge gezogen, wogegen sie auf den Blättern derselben *Carex* z. B. *sylvatica* fast kugelig sind. Erstere Erscheinung wurde wahrgenommen bei *C. sylvatica*, *divulsa* u. a. Dasselbe findet man sehr oft an den Stengeln. So sind die Spaltöffnungen länger gestreckt bei den Stengeln der *C. vulpina*, *pilulifera*.

Pfitzer<sup>1)</sup> schreibt dies der Massenzunahme des Innengewebes zu und Weiss<sup>2)</sup> dem Vorwiegen des Längswachstums.

An den Scheiden kommen sie nicht immer vor. An einigen Scheiden treten sie auf, doch so unregelmässig, dass eine Berechnung auf eine bestimmte Fläche wohl etwas willkürlich wäre, so z. B. bei *C. divulsa*. Bei *C. nigra* vom Säntis fand ich keine, ebenso keine bei *C. vesicaria* und *sempervirens*. Zuweilen kommen sie zwar oben an der Spitze vor. Die Fälle, wo sie gefunden wurden und wo eine Berechnung zulässig war, werden in der Tabelle über die Zahlen der stomata angegeben. Was nun die Blätter selbst betrifft, so habe ich keine einzige *Carex* gefunden, die keine Spaltöffnungen hätte. Bei *C. glauca* und *maxima* könnte man auf den ersten Anblick zwar vermuthen, es seien hier in der That keine Spaltöffnungen vorhanden. Woher dies kommt, wird unten angegeben werden. Sie treten hier nur bei bestimmten Einstellungen des Mikroskopes zu Tage.

Die Spaltöffnungen liegen gemäss dem Charakter der Monocotyledonen stets parallel mit der Längsaxe.

Hildebrand<sup>3)</sup> gibt auch einige Fälle, bei seinen Untersuchungen über die Spaltöffnungen der Coniferen an, wo die stomata nicht genau in der Längsrichtung liegen z. B. *Dammara australis*, *Salisburia adiantifolia*. Kommen sie nicht in der Längsrichtung vor, dann sind auch die Epidermiszellen sehr zahlreich und etwas verschoben. Die Ursache wird in dem Drucke der wachsenden Epidermiszellen liegen.

Auf den Rippen liegen die stomata bei den Carices nie, wie dies auch Pfitzer<sup>4)</sup> bei den Gräsern gefunden hat. Bei *Galanthus nivalis* fand ich solche auf der starken Mittelrippe liegen. Die Erklärung hierfür ist aber die.

1) a. a. O.

2) Ein Beitrag zur Kenntniss der Spaltöffnungen. Verhandl. der bot. zool. Gesellsch. in Wien 1857. Bd. VII.

3) Bot. Zeit. 1860. No. 17.

4) a. a. O.

Die Rippe liegt nicht fest an der Oberfläche und dann zerfällt die starke Rippe in viele schmale, zwischen denen dann die Spaltöffnungen liegen und somit finden sie sich, strenge genommen, doch nicht auf der Rippe selbst. In den Reihen zwischen den Rippen der Carices, also in den Furchen liegen nun die stomata in den verschiedensten Modificationen. Einmal liegen sie nur in zwei Reihen, die durch 5—6 Reihen leerer Zellen getrennt sind; in diesem Falle liegen sie in fast strenger Regelmässigkeit und in bestimmten Intervallen hintereinander. Sie liegen also in einer Längsreihe. Hier ist nun beinahe immer die auffallende Erscheinung, dass nachdem in einer Reihe 5—6 stomata aufeinander folgten, die 6. resp. 7. Spaltöffnung plötzlich in die Nebenreihe überspringt, um hier ebenfalls nach 5 bis 6 Bildungen in die erste Reihe zurückzuspringen. Das wiederholt sich continuirlich. Dann können 2mal 2 Reihen auftreten, alle auch noch sehr regelmässig. Die folgende Art ist dann, dass zwischen diesen je zwei Reihen noch einzelne stomata auftreten und hiermit ist der Uebergang zur letzten Art gebildet, nämlich der, dass die stomata auftreten ohne bestimmte Anordnungen. Immer aber, so wenige, oder so viele ihrer auch sein mögen sind sie sehr normal gebaut. Ein einziger Fall wurde bei *C. montana* beobachtet, wo die stomata nur je in einer Reihe zwischen den Rippen vorkamen.

Sind sehr viele stomata zwischen den Rippen, dann sind auch die Epidermiszellen kleiner und viel zahlreicher, oft sehr contrahirt. Die Anzahl der stomata auf ein bestimmtes Maass lässt fast durchweg auf die Art und Weise der Lagerung schliessen.

### Die Entstehung und Entwicklung der stomata.

Ueber die eigentliche Entwicklung der Spaltöffnungen sind verhältnissmässig wenige Untersuchungen angestellt worden. Dazu kommt, dass nicht alle Untersuchungen sehr fördernd waren. Rudolphi<sup>1)</sup> hatte schon bemerkt, dass die Untersuchungen an den noch eingewickelten Grassblättern zu unternehmen seien, also sehr früh. Goldmann<sup>2)</sup> gibt, wenn ich nicht irre, bei *Linum usitatissimum*, an, dass in einer Spezialmutterzelle sich durch Theilung 8 Zellen bildeten. Pfitzer nennt diese Zellen sehr sarkastisch „imaginaire“.

1) a. a. O.

2) Bot. Zeit. 1848. Fig. 10.

Irrthum war es allerdings von Goldmann und Pfitzer zeigt dies auch in seiner schon mehrmals erwähnten Abhandlung, aber ebensogut wie eine Spezialmutterzelle drei Zellen entwickelt, könnte sie doch auch deren acht entwickeln. Wenigstens wäre ein Gegenbeweis wohl schwer anzutreten. Es gibt eben bekanntlich viele Behauptungen, die an und für sich durchaus falsch, die aber schwer als unrichtig zu beweisen sind. Gumpel glaubt dann, dass aus einer vorhandenen mittleren Zelle die Nebenzellen entstanden, und dass sich dann oben und unten noch je ein Paar Zellen entwickelten. Eine genaue Betrachtung widerlegt aber auch diese Ansicht. Es hat dann, der leider der Wissenschaft zu früh verstorbene Gelehrte, Hugo v. Mohl<sup>1)</sup> eine genaue Beschreibung von Entwicklung der Spaltöffnungen von *Hyacinthus orientalis* gegeben. Er stellt die Ansicht auf (Seite 258), dass die Umwandlung des Inhaltes der Spaltöffnungszelle damit beginne, dass der nucleus durch Theilung in zwei nebeneinander liegende Kerne zerfalle. Ich komme hierauf noch zurück.

Naegeli<sup>2)</sup> glaubt dagegen, dass der nucleus der Mutterzelle resorbirt werde und sich nun später zwei neue Kerne bildeten. Eine kleine, dreikantige Leiste zwischen den zwei in der Mutterzelle entstandenen Tochterzellen soll den Intercellulargang zwischen denselben herstellen. Dann haben Strassburger<sup>3)</sup> und Pfitzer<sup>4)</sup> in den schon mehrmals angeführten Abhandlungen eine längere Beschreibung über die Entwicklung der Spaltöffnungen bei den Gräsern gegeben. Ich werde, da die Entwicklung der stomata bei den Gräsern viele Aehnlichkeit mit der der Carices hat, noch öfter auf die erstern zurückkommen, zumal wenn sich Verschiedenheiten darbieten.

Wie Strassburger es schon bei seinen Untersuchungen als Gesetz hingestellt hatte und Pfitzer es bei der Bildung der Spaltöffnungen der Gräser bestätigt fand, dass sich nämlich an der Vorderseite nach oben hin genommen immer die Spezialmutterzelle von der grösser bleibenden Epidermiszelle durch eine Querwand abtheile, so ist es auch bei den Carices. Die Entwicklung wurde an einem jungen, noch eingewickelten Blatte einer *C. praecox* und einer *C. paludosa* beobachtet. Diese Beobachtungen sind aber

---

1) a. a. O. Vermischte Schriften.

2) *Linnaea* 1842.

3) *Pringsh. Jahrb.* V.

4) a. a. O.

maassgebend für die Carices überhaupt, da mehrere andere Carices nebenbei beobachtet wurden.

Es theilen sich also an den jungen Epidermiszellen durch eine Querwand Zellen ab, die kleiner sind ihrer Länge nach, als die übrig bleibende Epidermiszelle. cf. Fig. 7. In den Reihen rechts und links liegen die mit E. bezeichneten Epidermiszellen; zwischen diesen beiden Reihen liegen die Epidermiszellen, die schon eine Quertheilung zeigen. Die Spezialmutterzelle, die Mutterzelle der Thürhüterzellen, die immer mit t bezeichnet werden, ist überall mit m bezeichnet<sup>1)</sup>. Sobald aber die Quertheilung die neue Zelle geschaffen hat, werden durch eine neue Theilung parallel den Wänden der Epidermiszellwand die beiden Zellen angelegt, die Pfitzer<sup>2)</sup> bei den Gräsern Nebenzellen nennt und welche Bezeichnung ich bei dieser Untersuchung beibehalten habe. Die von Pfitzer mit dem Namen Nebenzellen bezeichneten Zellen werden stets mit n bezeichnet werden.

Wir sehen also die Nebenzellen schon sehr früh angelegt und hierin mag der Grund eines Unterschiedes liegen, der obwaltet zwischen der Lage der Nebenzellen bei den Gräsern und den Carices. Denn vergleicht man die zur Orientirung beigegebene Ansicht von Spaltöffnungen einer *Poa trivialis* cf. Fig. 1 mit der einer Carices Fig. 3, 4, 12 und so weiter bis 16, so finden wir bei dem Grase *Poa trivialis* die Nebenzellen, mit n n bezeichnet unter den Epidermiswänden hinweggehen; sie liegen also tiefer als die Epidermiswand. Dies ist nun bei den Carices nicht der Fall; noch deutlicher wird dies durch die beigegefügte Querschnitte Fig. 2 von *Poa trivialis* und Fig. 5 und 6 von *Carex paludosa*.

Die Nebenzellen der Carices ordnen sich in ihrer Lage mit den Epidermiszellen, was noch wesentlich gefördert wird, dadurch, dass sie sehr früh angelegt werden. Bei einer Zeichnung von *Allium*, die, wenn ich nicht irre, Unger in seiner Anatomie der Pflanzen hat, geht die Zellwand der Epidermiszelle auch über die Zellen der Spaltöffnung herüber.

Dass die Entwicklung nicht gleichzeitig erfolgt, sehen wir an Fig. 7 wo eine Zelle schon die beiden Nebenzellen angelegt hat, die andere aber nur erst eine und die übrigen noch keine. Die Entwicklung schreitet nun fort in den Nebenzellen. In Fig. 8

1) Alle diese Bezeichnungen werden dieselben bleiben, so auch die noch Folgenden.

2) a. a. O.

sind die obersten Nebenzellen schon weiter entwickelt, die andern sind ebenfalls schon vorhanden und doch auch noch eine Mutterzelle ganz zurück in der Entwicklung. Auf diese nicht unwichtige Erscheinung werde ich mir noch erlauben zurückzukommen. Wir können jetzt schon sehen, dass die Spaltöffnungszellen stets zwischen vier Zellen, sogenannten Grenzzellen liegen.

Dass eine Spaltöffnungszelle zwischen 5 und 6 Grenzzellen läge, wäre eine Abnormität, die aber scheinbar vorkommt. Hierüber noch später. Die Entwicklung schreitet nun weiter, die Zellen verstärken sich. cf. Fig. 9. Dasselbst sind die Grenzen der einzelnen Zellen mitgezeichnet. Nun aber fängt die Mutterzelle an in die Breite zu wachsen und es bereitet sich die dritte Theilung vor. Als erstes Stadium dieser neuen Theilung zeigt sich der Zellkern in der Mitte der Mutterzelle. cf. Fig. 10. Als zweites Stadium sehen wir gleich darüber am selben Präparat schon einen doppelten Zellkern. Hier drängt sich nun die Frage auf: Welche Ansicht ist die richtige, die von Naegeli oder die von Hugo v. Mohl? Ich glaube beinahe, dass der Zellkern sich wirklich theilt, ohne erst resorbiert zu werden. Offen gestanden habe ich nicht die Kühnheit ein bestimmtes Urtheil abzugeben. Ich erlaube mir daher die Antwort resp. die Frage offen zu lassen und darüber hinwegzugehen, zumal sie nicht so sehr wichtig ist.

Gleich unter der Mutterzelle mit einem Zellkern liegt eine Mutterzelle, in der die Zellwand schon sichtbar ist. Fig. 10. Eine schon sehr vollständige Theilung zeigt Fig. 11 in den dort dargestellten drei Spaltöffnungszellen. Hier sind die Schliess- oder Thürhüterzellen t. t. schon vollständig angelegt.

Ein Querschnitt durch ein solches junges Blatt zeigt dann auch, dass die Spalte sich von innen und von aussen her bildet. Dasselbe ist von Hugo v. Mohl<sup>1)</sup>, Strassburger<sup>2)</sup>, Pfitzer<sup>3)</sup> und Hofmeister beobachtet worden. Schreitet die Entwicklung weiter vor und macht man dann einen Querschnitt, so sieht man, dass die Athemhöhle schon angelegt resp. ausgebildet ist. Pfitzer<sup>4)</sup> stellt diese frühe Anlage der Athemhöhle als ein Gesetz auf.

---

1) a. a. O. Vermischte Schriften.

2) a. a. O.

3) a. a. O.

4) a. a. O. S. 543.

Sachs<sup>1)</sup> zeigt dieselbe Erscheinung in seiner Zeichnung von *Hyacinthus orientalis* dar.

Bis jetzt sind die Spaltöffnungs-Mutterzellen beinahe viereckig und sie werden nun durch das Wachsthum des Blattes, und durch das damit verbundene Wachsthum der Epidermiszellen mehr und mehr in die Länge gezogen. Dadurch verlieren sie ihre eckige Gestalt immer mehr und beginnen sich abzurunden. cf. Fig. 12. Dies dauert einige Zeit; die Wände der Epidermiszellen werden unregelmässig gekerbt, in die dadurch entstehenden Buchten greifen die Wände der Nebenzellen genau ein, wie die Zähne zweier Räder in einander gehen. Hieraus ersieht man, dass die Wände der Nebenzellen sich ordnen nach den Wänden der Epidermiszellen. Die Abrundung der Spaltöffnungszellen schreitet nun voran cf. Fig. 13 und zugleich werden sie auch etwas in die Länge gezogen. Es öffnet sich jetzt bei dieser Veränderung die Spalte, indem die Schliesszellen *t t* schon mehr und mehr auseinander treten. Es wird aber die Lamelle nicht vollständig gespalten, sondern sie hängt oben und unten zusammen, cf. Fig. 13, 14 und 15.

Sachs zeigt dasselbe auch bei *Hyacinthus orientalis*. Von jetzt ab treten auch schon Nebenzellen auf, die mit Chlorophyll gefüllt sind, doch finden wir nicht alle mit dieser Substanz versehen. Die Thürhüterzellen traten immer mehr auseinander und es füllt sich der dadurch entstehende Raum mit Luft aus. Man würde sicherlich dies nicht so deutlich bemerken können, wenn nicht die Athemhöhle schon vorhanden wäre, cf. Fig. 14. Noch weiter zeigen sich die Spalten bei Fig. 15. Hier muss ich für etwaige ähnliche Untersuchungen erwähnen, dass bis hierhin alle Erscheinungen an dem kleinen, noch versteckten Blatte zu sehen waren. Fig. 16 und 17 zeigen zur Vergleichung stomata derselben Carices, aber älter. Die Schliesszellen sind geschlossen. Fig. 16 ist ein Längsschnitt, Fig. 17 ein Querschnitt desselben Blattes.

#### Die Schliess- und Nebenzellen besonders betrachtet.

Die Spaltöffnungen der Carices werden also gebildet von den Nebenzellen und den Schliess- oder Thürhüterzellen. Wir sehen die Nebenzellen sich schon sehr früh entwickeln. Hierin liegt auch ein Unterschied in Bezug auf die Gräser, da bei diesen die

1) Lehrbuch der Bot. S. 71.

Nebenzellen etwas später entwickelt werden <sup>1)</sup> Was auf die Lage Beziehung und Bedeutung hat, ist schon erwähnt worden. Die Gestalt der Nebenzellen ist eine sehr verschiedene. Bald stellen sie sich in dreieckiger Form dar, bald treten sie mehr länglich auf, bald zeigen sie Nierenform, cf. Fig. 3, 4, 5, 6 und 16. Es kommen, wenn auch zwar selten, Missbildungen vor cf. Fig. 26. Immer finden die Wände der stomata, d. h. der Nebenzellen ihren Abschluss an den Wänden der Epidermiszellwand. Ich fand hiervon nur eine einzige Ausnahme bei *C. nigra*, wo die Nebenzellen eines stoma unter den Wänden der Epidermiszellwand hinweggingen. In der Jugend liegen sie in gleicher Ebene mit den Epidermiszellen. Dagegen liegen sie im Alter etwas unter dem Niveau derselben. Doch scheint mir, als ob dieses von der im Alter eintretenden Cuticularisierung herrühre. Zieht man sehr vorsichtig die Epidermishaut ab, so bleiben die Nebenzellen zurück und man hat nur die Schliesszellen, deren Form dann sehr deutlich zu sehen ist cf. Fig. 25. Bei allen Pflanzen ist die Erscheinung nicht dieselbe. Unger <sup>2)</sup> berichtet, dass sie bei *Grevillea oleoides*, *Persoonia myrtilloides* u. a. höher als die Epidermis liegen. Bei *Protea melaleuca*, *Hakea*, *Cioat* u. a. sind sie in die Epidermis eingesenkt. Bei allen Coniferen, die Hildebrand <sup>3)</sup> untersuchte, lagen die Schliesszellen tiefer als die Oberfläche der Epidermis.

Stellt man das Mikroskop hoch ein, so sieht man zuerst die Erscheinung wie sie Fig. 3 zeigt. Unter den Nebenzellen n n schimmern die Schliesszellen t t schon durch; stellt man das Mikroskop tiefer ein, so treten die Schliesszellen klarer hervor. Fig. 4. Die punktierten Linien in t t deuten die innere Zellwand der Nebenzellen n n an. Je nach dem Einstellen treten durch die Grenzen der Zellen n n und t t die verschiedenen Schattirungen auf, die man sieht.

Dass die Einstellung des Mikroskops je nachdem es hoch oder nieder ist verschiedene Erscheinungen zeigen kann, sieht man aus Fig. 5 und 6. Die Nebenzellen umschliessen die Schliesszellen t t von oben nach unten und je nach der Einstellung tritt ein anderes Bild zu Tage.

Betrachten wir nun die Schliesszellen in ihren fortlaufenden Bildungen, so finden wir sie anders in der Jugend, anders im

1) Pfitzer a. a. O.

2) Physiol. d. Pflanzen.

3) Bot. Zeit. 1860, No. 17.



Alter. In der Jugend sind sie langgestreckte Rechtecke, und nachdem sie ihre oberen Seiten abgerundet haben, fangen sie an sich in der Mitte zu verdünnen, cf. Fig. 10—16 und Fig. 3 und 4. Erstere zeigen die Spaltöffnungen eines jungen Blattes, die letztern, die eines ältern Blattes. Pfitzer<sup>1)</sup> hat diese Erscheinung auch an den Gräsern wahrgenommen und Messungen angestellt. Dasselbe ist bei *Amaryllis* von Anton Krockner, bei *Hyacinthus orientalis* von v. Mohl beobachtet worden. Payen behauptete, dass eine solche Veränderung bei den Gräsern nicht Statt habe, was aber Pfitzer durch seine Beobachtungen bei *Zea Mays* und andern Pflanzen widerlegt hat. Es ist hiermit auch eine Veränderung der Spalte verbunden. Nachdem sie sich gebildet hat, tritt sie fast kreisförmig auseinander, dann aber wird sie immer länger und schmaler, bis sie vollständig schmal geworden ist cf. Fig. 12 bis 15, dann Fig. 3, 16 und 4, ferner Fig. 25 und 26. Wie diese Veränderungen vor sich gehen, hat Pfitzer<sup>2)</sup> sehr genau erörtert, und da im Wesentlichen die Erscheinungen bei den Carices der Gräser gleich sind, so übergehe ich dies, da es doch nur eine Copie derselben sein würde. Ich begnüge mich desshalb damit anzudeuten, dass die Gründe, die Pfitzer dort angibt, bei den Carices auch obwalten.

#### Verschiedene Bildungen, welche die stomata zeigen.


In der schon öfter erwähnten Abhandlung über die Spaltöffnungen der Coniferen von Hildebrand führt derselbe auch eine Erscheinung an, die durch Ueberwucherung der Epidermis über die Spaltöffnungen verursacht wird und wovon Pfitzer<sup>3)</sup> in Bezug auf die Gräser eine Abbildung in der Fig. 21, Taf. XXXVI. gibt. Diese Ueberwucherungen und die dadurch entstehende Wallbildung, die sich über die stomata wölbt, findet sich auch bei den Carices, wenn auch nicht bei allen. Ich habe sie gefunden und beobachtet bei *C. paniculata*, *glauca* und *maxima* u. a. Eine Darstellung derselben an *C. glauca* und *paniculata* möge genügen. Ich halte es für zweckmässig, sogleich eine Beschreibung des Thatbestandes zu geben, wie er sich bei *C. paniculata* und *glauca* zeigt.

1) a. a. O. S. 537. Fig. 1—11. Taf. XXXVI.

2) a. a. O. S. 539.

3) a. a. O.

Fig. 18 zeigt die Epidermis- und Spaltöffnung einer *C. paniculata*. Die mit E bezeichneten Räume sind die obere Wände der Epidermiszellen, die sehr stark cuticularisiert sind. Es sind das Wucherungen der oberen Zellwand, der Cuticula, die den Eingang zu den Lufträumen zwischen den Schliesszellen wallförmig einengen. Die schwarzen Flecken zeigen Conturen dieser Lufträume. Die Wälle greifen oft sehr weit übereinander, was in Fig. 18a dargestellt ist. Die schwächeren Linien zeigen die Grenzen des unteren Walles. Fast jedes Stoma zeigt andere Conturen, wie Fig. 18 und 19 zeigen. Die eigentlichen Schliesszellen liegen sehr tief unter dem Wall von Fig. 19, so dass man dieselben auf ein und derselben Figur nicht anbringen kann. Stellt man das Mikroskop so ein, dass man die Conturen (Fig. 19) sieht, so treten die Schliesszellen, die in Fig. 20 dargestellt sind, noch nicht zu Tage. Sieht man dagegen, durch Tieferstellen des Mikroskops die Schliesszellen, so sind die Conturen nicht mehr sichtbar cf. Fig. 20. Wie die einzelnen Gebilde: Epidermiszelle, Cuticula, Neben- und Schliesszellen zu einander stehen in ihrer gegenseitigen Lage, macht die Fig. 21 hinlänglich deutlich. Der neu eingeführte Buchstabe e bedeutet die obere Zellwand (cuticula) und c, den eigentlichen Wall selbst. c in der Fig. 3 stellt 3 Wälle dar, die aber nur Wucherungen der Cuticula sind. Sie erweisen sich unter dem Mikroskop stärker lichtbrechend, als die Cuticula selbst. Fig. 22 stellt ebenfalls einen Querschnitt durch eine Spaltöffnung dar, die Buchstaben bezeichnen dasselbe wie in Fig. 21. Der Wall c, ist hier aber etwas anders, er ist mehr ringförmig. Betrachtet man den Eingang zur Spaltöffnung, so sehen wir, dass derselbe trichterförmig ist, da der mittlere Theil von c, tiefer liegt als die Seitenflügel. Strenge genommen liegen die Schliesszellen in derselben Ebene mit den Epidermiszellen cf. Fig. 21, 22 nur die Cuticula liegt höher, und sie erscheinen daher eingesenkt. Viel Aehnlichkeit findet sich bei der von Hildebrand<sup>1)</sup> abgebildeten *Thuja plicata*, doch strebt dort die Cuticula noch höher. Mehr ähnlich finde ich diese mit der Erscheinung, wie sie *C. glauca* zeigt cf. Fig. 23.

Macht man hier einen Längsschnitt, so findet man eine grosse Anzahl stark lichtbrechender Ringe von dieser Form  wo der Kreisring sehr stark lichtbrechend, der innere Raum aber dunkel

1) a. a. O.

ist. Hier sucht man nun oft lange vergebens nach Spaltöffnungen, doch sind sie vorhanden und ganz regelrecht. Fig. 23 zeigt einen Querschnitt durch das Objekt, das die Ringe bewirkt. Hierdurch sieht man dann aber auch sehr deutlich, dass die beiden Epidermiszellen E die Nachbarn bedeutend an Höhe übertreffen. Blickt man von oben herab, so verursachen die Wände dieser Zellen den Anblick des Kreises, und da die Wände dieser Zellen dicker und höher sind, als die übrigen, so sind sie auch stärker lichtbrechend; daher die hellen i. e. stärker, lichtbrechenden Ringe. Doch es scheint mir, als ob nicht allein die Wucherung der Cuticula die Erscheinung hervorbringt, sondern dass die starke Ueberneigung der beiden Epidermiszellen diese noch verstärke. Ich halte die in Fig. 24 mit E bezeichneten Zellen für identisch mit jenen.

Was nun die *C. maxima* betrifft, so bietet sie im Grossen und Ganzen dieselbe Erscheinung wie *C. glauca* und halte ich es desshalb für überflüssig von derselben noch Zeichnungen und Beschreibung beizufügen.

#### Kurzzellen und Zwillingspaltöffnungen.

Schon sehr früh sind die ersten beobachtet worden. Treviranus<sup>1)</sup> hat sie bei *Bambusa arundinacea* gefunden und Meyen<sup>2)</sup> gibt die Beschreibung einer solchen bei *Saccharum officinarum* an. Hermann Krocke fand sie bei den Gräsern. Unger dasselbe bei *Poa nemoralis*; Pfitzer in seiner Abhandlung spricht ebenfalls von denselben. Er vermuthet, dass die Kurzzellen nichts anderes sind, als angelegte Spezialmutterzellen, die in ihrer Entwicklung zurückgeblieben sind. Nach meinen Beobachtungen scheint mir diese Erklärung recht zutreffend zu sein.

Betrachten wir nämlich Fig. 7 und 8 so sehen wir in Fig. 7 ausser den Zellen, in denen die Nebenzellen schon angelegt sind auch eine Mutterzelle, in der noch keine Theilung wahrzunehmen ist. Noch mehr auffallend wird dies in Fig. 8, wo alle andern Mutterzellen schon die Nebenzellen zeigen, eine aber, mit m bezeichnet, zeigt davon noch keine Spur. Gehen wir so weiter, so findet man hin und wieder solche Ausnahmen mehr, und so glaube ich sicher, dass obige Erklärung zutreffend ist. Pfitzer spricht zwar hierüber nicht weitläufiger; er wird aber bei der Beobachtung der Gräser dasselbe gefunden haben.

1) Vermischte Schriften II. Taf. I.

2) Phytotomie Taf. III.

Ich habe Kurzzellen beobachtet bei: *C. paludosa*, *vulpina*, *sylvatica*, *acuta*, *pilosa*, *firma*, *ferruginea*, *nigra*, *pilulifera*, *semper-virens* u. a. Bei *C. divulsa*, *ornithopoda*, *paniculata*, *maxima* u. a. fand ich keine Kurzzellen, was aber doch ein Vorkommen nicht ausschliesst.

Man kann es als ein Gesetz betrachten, dass die Spaltöffnungszellen stets nur von 4 Zellen (Epidermiszellen) umgeben sind, und dass diejenigen, welche mehr Grenzzellen haben in der Jugend, nicht zu stomata entwickelt werden. So fand ich z. B. bei *C. pilosa* u. a. Kurzzellen, die von 5 und 6 Zellen begrenzt waren, was aber für das Gesetz spricht. Ob dies Gesetz schon ausgesprochen worden ist, kann ich nicht sagen, gefunden habe ich es nicht in der Litteratur. Ich sagte schon oben, dass hier scheinbare Abweichungen vorkämen, aber doch nur scheinbare. So fand ich bei *C. sylvatica* eine Spaltöffnung, die von 5 Grenzzellen umgeben war. Bei mehreren andern Carices fand ich dasselbe. Stets aber war eine dieser 5 Zellen eine Kurzzelle, die aber ja nicht als echte Epidermiszelle zu betrachten ist. Entwickelt wäre sie ja eine Spaltöffnung geworden und somit waren die Grenzzellen immer auf 4 reducirt.

Zum Schlusse dieses Capitels möchte ich noch auf eine Erscheinung aufmerksam machen, von der Gumpel schon spricht und die Meyer schon anführt. Es sind dies die sogenannten Zwillingspaltöffnungen. Pfitzer unterscheidet dieselben in vierfacher Weise: Diejenigen, welche ich bei *C. vulpina*, *acuta* und *firma* gefunden habe, möchte ich zu der Kategorie des ersten Falles rechnen, der sagt, dass zwei ganz unabhängige Epidermiszellen die Mutterzellen neben einander abscheiden. In einem Falle waren die Nebenzellen ganz in einander verwachsen.

**Die Zahl der Spaltöffnungen**  
auf ein Quadrat mm. berechnet.

		Ober- seite.	Unter- seite.	Stengel.	Scheide.	Spelz- e.	Standort.
1	<i>C. paludosa</i> S.	0	102	—	—	—	an Weihern.
2	- <i>vesicaria</i> S. (nicht zuverlässig.)	0	163	—	—	—	an feuchten Stellen.
			0,04 mm.	0,02 mm.			
3	- <i>ornithopoda</i> W.	0	56	19	15	—	trocken auf Kalk.
4	- <i>muricata</i> S.	0	108	81	—	—	an Wegen.
5	- <i>montana</i> S.	0	69	—	—	—	auf Bergen und Höhen.
6	- <i>flava</i> S.	0	161	—	—	—	an feuchten Stellen.
			0,03 mm.				
7	- <i>ampullacea</i> Good.	0	265	102	—	—	in stehenden Gewässern.
8	- <i>praecox</i> Jacq.	0	132	—	—	—	an Abhängen und Haide.
			0,03 mm.				
9	- <i>stricta</i> Good.	0	158	—	—	—	(selten) an feuchten Stellen.
10	- <i>digitata</i> S.	0	61	—	—	—	an schattigen Orten in Ge- büschen.
11	- <i>teretiuscula</i> Good.	0	87	—	—	—	auf Mooren.
12	- <i>glaucia</i> Scop. variiert sehr, da ihr Standort wechselt von den sonnigsten Plätzen bis zum dichten Waldesdunkel und ebenfalls an sehr dunklen Stellen.						
12 a.	- <i>glaucia</i> Scop.	0	254	—	—	—	an Weihern.
12 b.	- <i>glaucia</i> "	0	105	—	—	—	auf Sandsteinformationen.
13	- <i>pallescens</i> S.	0	102	—	—	—	an schatt. feuchten Orten.
			0,03 mm.				
14	- <i>paradoxa</i> Willot.	0	244	198	—	—	an feucht. Stellen (Weiher).
			0,03 mm.	0,03 mm.			
15	- <i>distans</i> S.	0	153	112	20	—	an Quellen und Bächen.
16	- <i>paniculata</i> S.	0	168	132	0	0	an Sümpfen.
17	- <i>sempervirens</i> W.	0	132	—	—	—	auf nicht feuchten Wiesen.
			0,03 mm.	0,04 mm.			
18	- <i>pilulifera</i> S.	0	61	20	—	—	an sandigen Plätzen.
19	- <i>nigra</i> All.	0	143	0	—	—	in der Schweiz auf Bergen.
20	- <i>ferruginea</i> Scop.	0	162	—	—	—	aus Vorarlberg.
21	- <i>vulgaris</i> Fr.	0	147	—	—	—	verschiedenste Stellen.
22	- <i>firma</i> Hst.	0	165	—	—	—	aus Vorarlberg.
23	- <i>tomentosa</i> S.	0	66	—	—	—	an lichten Orten.
24	- <i>divulsa</i> Good.	0	50	—	—	—	in Wäldern sehr schattig.
25	- <i>pilosa</i> Scop.	0	132	0	0	0	an Ufern u. in Wäldern.
26	- <i>acuta</i> S.	0	367	—	—	—	in Gräben u. steh. Gewässer.
27	- <i>sylvatica</i> Huds.	0	76	—	—	0	an schattigen Orten.
28	- <i>vulpina</i> S.	0	153	106	—	0	an Gräben, feucht. Wiesen.
29	- <i>nemorosa</i> Willd. (Spielart der 28. zeigt fast stets dieselbe Zahl).						
30	- <i>Pseudo-Cyperus</i> S. hat auf Ober- und Unterseite.						
31	- <i>caespitosa</i> S. ebenso wie 30.						
32	- <i>stellulata</i> Good. ebenso wie 30. Scheide keine stomata.						
33	- <i>maxima</i> Scop. Oberseite keine, Unterseite hat stomata.						

**Bemerkung.** (Die bei einzelnen Zahlen oben angegebenen Zahlen in mm. durch 100 getheilt, sind die Angaben in Bezug auf die Grösse der stomata selbst. Es tritt hier also ein Variiren zu Tage. Die Berechnung der Zahlen stellte ich so an: Ich berechnete erst den Quadrat-Inhalt des Gesichtsfeldes, das mein Mikroskop hat. Eine weitere Berechnung gab mir dann das Verhältniss meines Gesichtsfeldes zu einem Quadrat-Millimeter an, wonach ich dann die gefundenen stomata berechnete.

Die Carices, die untersucht wurden, waren um das Resultat allgemeiner zu machen, von den verschiedensten Orten. Von freundlicher Hand hatte ich theils solche erhalten, theils auch selbst gesammelt vom Rheine, Eifel, Schwaben, Tyrol, Schweiz und aus der Mark.

Bei der Aufzählung in Betreff der Zahlen ist keiner Ordnung Rechnung getragen, weil, worauf es hauptsächlich ankommt der Standort genannt ist. Es geht aus den angegebenen Notizen aber zur Evidenz hervor, dass sich die Zahl der stomata topographisch ändert. Hierin liegt aber ein Beweis der Zweckmässigkeit in der Anordnung. Die Carices, die an feuchten Plätzen ihren Standort haben, besitzen eine grössere Menge Spaltöffnungen, als die Carices, die an trockenen Plätzen stehen. Warum aber das? Die Spaltöffnungen sind zu den verschiedensten Zwecken vorhanden. Die Pflanzen nehmen sowohl Stoffe aus der Atmosphäre auf, als wie sie auch solche auf dem Wege der Verdunstung wieder abgeben. So verdanken wir ja grade den Pflanzen die so nothwendige Herstellung des Sauerstoffes, der immer wieder von den organischen Wesen verbraucht wird, zum Leben aber unbedingt nöthig ist, und den uns die Pflanzen in grosser Menge wieder abgeben und dafür Kohlensäure aus der Atmosphäre aufnehmen. Sie sind somit auch Vermittler die das nöthige Aequivalent wieder herstellen und zwar geben sie den Sauerstoff ab auf dem Wege der Verdunstung. Eine zu starke Abgabe von Feuchtigkeit müsste aber der Pflanze selbst schaden. Die Pflanzen nun, oder um bei den Carices zu bleiben, die Carices nun, die an feuchten Plätzen stehen, durch ihre locale Lage also mehr Feuchtigkeit aufnehmen, können ohne sich zu schaden auch mehr abgeben, daher dürfen sie eine grössere Zahl von Spaltöffnungen haben. Dagegen die andern Carices, die an trockeneren Orten wachsen, würden zuviel Feuchtigkeit auf Kosten ihres Wachstums abgeben und desshalb haben sie eben eine bedeutend geringere Anzahl von stomata.

#### Das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen.

Bald nachdem man die Spaltöffnungen an den Pflanzen entdeckt hatte, fand man auch, dass sie einer gewissen Bewegung unterworfen seien. Schon Hedwig (1793) hatte dies gefunden. Joseph Bank's<sup>1)</sup> sagt, dass die Spaltöffnungen sich schliessen bei

---

1) A short account of the causes of the discoses in cornet 1806.

trocknem Wetter und sich öffnen bei feuchtem Wetter. Moldenhawer<sup>1)</sup> sagt dagegen, die stomata schliessen sich bei feuchtem Wetter und in feuchten Nächten, dagegen öffnen sie sich besonders Morgens, wenn die Sonne auf die vom Thau schon abgetrockneten Blätter scheine. Amici<sup>2)</sup> sagt, die Spaltöffnungen sind offen bei trockenem Wetter, dagegen in der Nacht geschlossen. Schleiden<sup>3)</sup> glaubt, dass die Spaltöffnungen durch das Collabiren der Spaltöffnungsellen geschlossen würden.

H. v. Mohl<sup>4)</sup> stellte sehr geistreiche Untersuchungen mit Wasser und Zuckerwasser an und brachte es so weit, ein Oeffnen und Schliessen selbst zu bewirken. Dr. Czech<sup>5)</sup> untersuchte nun: *Camellia japonica*, *Weigelia rosea*, *Fritillaria imperialis* und hauptsächlich, ausser mehreren andern Pflanzen noch *Hyacinthus orientalis*. Er fand, dass die Spaltöffnungen sich im Lichte öffneten und im Dunkeln schlossen. Er zog aus den Beobachtungen den Schluss, dass das Licht einen wesentlichen Einfluss auf das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen habe. Er stellt dann hiervon ausgehend den Satz auf: „die stomata haben den Zweck das Licht besser in das Innere der Pflanze einzuführen, als wie es durch eine überall geschlossene Oberhaut möglich wäre.“ Dieser Satz hat das unbestritten für sich, dass es schwer sein wird, das Gegentheil zu beweisen. Allerdings dürfte man dann aber auch weiter schliessen, dass die stomata im Lichte immer geöffnet wären, was aber nicht der Fall ist. Aus all diesen Untersuchungen und deren Resultaten geht immer noch nicht bestimmt hervor, was nun eigentlich das Haupt-Agens ist, das die Bewegungen verursacht. Ich glaube, dass es sehr verschiedene Ursachen gibt, und dass alle die aufgestellten von Einfluss sind, die einen mehr, die andern weniger. Eine von mir früher unternommene, längere Beobachtung über die Ursachen, die die Bewegung der Blumenkrone, die unter dem Namen: „Pflanzenschlaf“, bekannt ist, bewirken, liess mich noch eine andere Ursache vermuthen und zwar die Wärme. Ich weiss sehr wohl, dass damit die Erscheinung des Oeffnens und

---

1) Beiträge zur Anat. d. Pfl.

2) Osservazioni microscopiche sopra varie piante. Uebersetzt in der Anal. des sciences natur. 1824.

3) a. a. O.

4) Bot. Zeit. 1856. Welche Ursachen bewirken die Erweiterungen und Verengungen der stomata.

5) Bot. Zeit. 1859. Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Oeffnen und Schliessen der stomata.

Schliessens der stomata noch immer nicht endgültig klar wird, aber ich halte es doch für zweckmässig und wichtig, wo möglich viele und vielseitige Untersuchungen anzustellen, um dann später auf Grund aller Resultate zusammen das Problem vielleicht definitiv zu lösen.

Während geraumer Zeit habe ich die Spaltöffnungen verschiedener Pflanzen, von der frühesten Morgenstunde an bis zur Nacht beobachtet in einzelnen Zeit-Intervallen. Hierbei ergaben sich nun die verschiedensten Resultate. Da ich den Thermometer-Stand dabei immer berücksichtigte, so darf ich unbedingt zu dem Schlusse kommen, dass die Wärme einen ganz wesentlichen Einfluss hat auf das Oeffnen und Schliessen. Bei ungefähr gleich hellem Wetter waren die Spaltöffnungen bald geöffnet, bald geschlossen. Geschlossen waren sie, wenn das Thermometer tief stand; gegen Mittag erreichten sie ihre grösste Ausdehnung, die etwa um 1½ Uhr bis 3 Uhr an warmen Tagen ihr Maximum hatte. Hier ist aber wieder ein accomodiren an die relative Temperatur zu bemerken. Z. B. bei einem Thermometerstand des Mittags im April und Mai der nicht höher war als der von den Monaten Juni und Juli des Morgens, waren in jenen Monaten die Spaltöffnungen geöffnet bei derselben Wärme, in diesen Monaten waren sie am Morgen oder auch an kalten Tagen selbst am Mittag geschlossen. Also je nach der Jahreszeit accomodiren sie sich. Man könnte das, gewöhnlich ausgedrückt, eine Verweichlichung nennen.

Mehrere Male setzte ich z. B. eine *Hyacinthus orientalis* bald der Zimmerwärme, bald der im Freien herrschenden Kühle aus und fand, dass die Spaltöffnungen im Zimmer sich öffneten, wenn sie draussen in kalter Luft oder Schneegestöber geschlossen waren.

Ferner fand ich, dass offene Spaltöffnungen sich Mittags wieder schlossen, wenn eine Luftveränderung sich einstellte, was ich mehreremale bei Gelegenheit von Gewittern bemerkte.

Um nun hierüber schlüssig zu werden, deckte ich mehrere Pflanzen Abends spät zu, nachdem ich mich überzeugt hatte, dass die Spaltöffnungen geschlossen waren. Am nächsten Morgen untersuchte ich nun die Blätter der zugedeckten Pflanzen und derjenigen, der auf demselben Beete stehenden Pflanzen, die nicht zugedeckt waren. Der Einfluss des Lichtes trat hier evident hervor, indem bis Mittag die Spaltöffnungen der erstern geschlossen, die der andern aber weit offen waren. Hierbei war aber darauf zu achten, dass man gleich alte Pflanzen nahm, indem die älten Pflanzen nicht



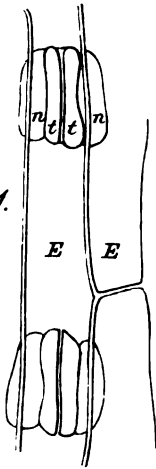
mehr so sensibel sind, als die jüngern. Als hiermit verwandte Erscheinung möchte ich erwähnen, dass ganz dasselbe in Bezug auf den Pflanzenschlaf zu bemerken ist.

Nun aber fand ich gegen Nachmittag, wenn die Wärme des Tages sich bis zum Maximum gesteigert hatte, die Spaltöffnungen der zugedeckten Pflanzen halb offen, was sich öfters bis zum vollständigen Oeffnen steigerte und das ist klar doch nur der Wärme zuzuschreiben. Es waren die Untersuchungen an Tagen angestellt, an denen das Thermometer bis zu 18° R. zeigte.

Endlich stellte ich von zwei gleichen Exemplaren einer *Tulipa rex rubrorum*, nachdem beider Spaltöffnungen geöffnet waren, die eine in einen Raum, in dem Eis aufbewahrt wurde, die andere in einen Raum nebenan, wo in beiden Räumen das gleiche Licht herrschte. Nach kurzer Zeit waren die Spaltöffnungen der Pflanze, die in dem kalten Raum stand geschlossen, wogegen die andern offen blieben. Hier ist ein Einfluss der geringern Wärme, also der Wärme überhaupt, nicht zu verkennen.

Wie nun das Licht die Epidermiszellen nöthigen kann, ihren Saft an die Nebenzellen und Schliesszellen abzugeben, wie das Dr. Czech in seiner oben erwähnten Arbeit über den Einfluss des Lichtes auf die stomata sehr hübsch darlegt, so kann die Wärme doch dasselbe verursachen. Dass die Spaltöffnungen in kalter Luft fast immer geschlossen sind, dürfte mich zu dem ähnlichen Schlusse, den Dr. Czech in Bezug auf das Licht zieht, veranlassen, dass nämlich die Spaltöffnungen auch den Zweck haben, die wärmere Luft in das Innere der Pflanzen einzulassen. Doch übergehe ich dies und hoffe nur etwas, wenn auch wenig zur Lösung dieser ventilirten Frage beigetragen zu haben.

*Fig. 1.*



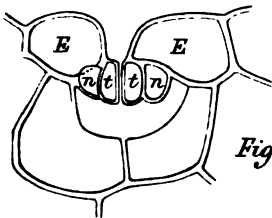
*Fig. 3.*



*Fig.*



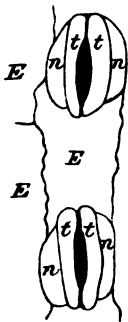
*Fig. 2.*



*Fig. 9.*



*Fig. 15.*



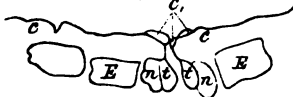
*Fig. 16.*



*Fig. 17.*



*Fig. 21.*





# Ueber den Einfluss des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige der *Thuja occidentalis*.

Von

Dr. A. B. Frank.

(Hierzu Taf. XVI.)

H. v. Mohl<sup>1)</sup> war der Erste, welcher eine klare Bestimmung des Begriffes der Symmetrie der Pflanzen gab, nach dem Kriterium, dass bei einem symmetrischen Körper nur durch einen einzigen Schnitt eine Theilung desselben in zwei solche Hälften möglich ist, welche sich zu einander wie Bild und Spiegelbild verhalten. Er wies auch darauf hin, dass zum Begriffe der echten Symmetrie auch der Gegensatz einer vorderen und hinteren (oberen und unteren) Seite gehöre, indem er sich hierüber folgendermassen aussprach: „Wenn die Bildungsthätigkeit des organischen Körpers nicht nur an den beiden Enden der Längsachse einen organischen Gegensatz hervorruft, sondern wenn sich auch in einer mit der erstern sich rechtwinklig kreuzenden Richtung ein zweiter Gegensatz ausspricht, so entsteht eine vordere und hintere, von einander verschiedene Seite, und eben damit eine rechte und linke einander genau entsprechende Hälfte.“ Hofmeister<sup>2)</sup>, welcher genauer auf diesen Gegensatz zweier Seiten einging, schloss sich der Mohl'schen Begriffsbestimmung der Symmetrie an. Sachs<sup>3)</sup> bezeichnete solche Pflanzentheile als einfach symmetrische oder auch nach A. Braun's Vorgange als zygomorphe; dagegen nannte er zwei- und mehrfach symmetrische diejenigen, welche durch mehrere Schnitte in symmetrische Hälften sich zerlegen lassen, und asymmetrische die, welche gar nicht symmetrisch getheilt werden können.

1) Ueber die Symmetrie der Pflanzen. Vermischte Schriften, p. 12. S. besonders die Anmerk. daselbst.

2) Allgemeine Morphologie der Gewächse, p. 580.

3) Lehrbuch der Botanik, 1. Aufl. p. 185.

Den zur Symmetrie immer erforderlichen Gegensatz zweier Seiten kann man als Bilateralität bezeichnen; er wird theils durch morphologische, theils und hauptsächlich durch anatomische Verhältnisse bedingt. Derselbe kann einen sehr schwachen, aber auch einen sehr hohen Grad besitzen und ist übrigens nicht auf die symmetrischen Bildungen beschränkt. Der laub- und krustenförmige Flechtenthallus, dessen Marginalwachsthum vielfach an jedem Punkte selbstständig und für das Ganze unregelmässig erfolgt, manche umgewendete und aufgewachsene Hymenomyceten-Fruchtkörper, welche regellos ergossene Lager darstellen, sind durch keinen senkrecht auf das Substrat gerichteten Schnitt symmetrisch theilbar, wohl aber der Richtung des Substrats parallel ausgeprägt bilateral. Bei anderen wie z. B. bei den meisten Lebermoosen tritt zu der Bilateralität auch eine ziemlich strenge Symmetrie. Hiernach kann die Symmetrie zwar nie ohne Bilateralität, die letztere aber sehr wohl ohne die erstere gedacht werden. Kommen beide zusammen vor, so steht der die symmetrischen Hälften trennende Schnitt rechtwinklig auf demjenigen, welcher die bilateralen scheidet. Von der eben angedeuteten Anschauung, die auch den Ausführungen Pfeffer's<sup>1)</sup> zu Grunde liegt, weicht die von Sachs<sup>2)</sup> gegenwärtig gegebene Begriffsbestimmung und Nomenclatur dieser Verhältnisse wesentlich ab. Daran erinnernd, dass die meisten der bisher symmetrisch genannten Pflanzentheile in ihren beiden einander entsprechenden Hälften keine völlig genaue Uebereinstimmung zeigen, behält er diesen Ausdruck nur für diejenigen bei, welche durch einen Schnitt in jeder Beziehung genau übereinstimmende Hälften liefern, und nennt alle diejenigen, bei denen die beiden Hälften einander nur ähnlich sind, bilateral. Zu den letzteren rechnet Sachs auch noch manche, die er früher als asymmetrische bezeichnete, wie z. B. die Blätter der Begonien. Bilateralität und Symmetrie wären hiernach nicht specifisch verschiedene Begriffe, sondern die erstere nur ein schwächerer, unvollkommener Grad der letzteren. Zur Bezeichnung des Gegensatzes der beiden verschieden gebauten Seiten derartiger Pflanzentheile ist kein Ausdruck angewendet. Ich habe mich im Folgenden der Mohl-Hofmeister'schen Betrachtungsweise angeschlossen und den Ausdruck Bilateralität in dem oben angegebenen Sinne gebraucht.

1) Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Sachs, Arbeiten des Botan. Instit. zu Würzburg. 1. Heft.

2) Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl. p. 189.

Dass an manchen Pflanzentheilen die Bilateralität durch fremde Kräfte hervorgerufen wird, war wohl zuerst in der Erscheinung der einseitig sich stärker verdickenden Baumstämme an Waldrändern anerkannt, die seit du Hamel mit dem einseitig freien Stande solcher Bäume in Verbindung gebracht wurde, ein Fall, der freilich streng genommen nicht hierher gehört, weil die ungleiche Verdickung des Holzkörpers nur eine Folge der stärkeren Zweig- und Wurzelbildung an der freien Seite solcher Bäume, nicht aber eine unmittelbare Einwirkung fremder Kräfte auf die holzbildende Thätigkeit ist.

Mirbel erkannte zuerst die Abhängigkeit der bilateralen Ausbildung der Brutknospen der *Marchantia polymorpha* von ihrer Lage auf dem Substrate, indem er an diesen Anfangs auf beiden Seiten völlig gleichgebauten Körperchen nach dem Auslegen auf feuchten Sand immer die dem Substrate aufliegende Seite Wurzelhaare erzeugen und an den sich entwickelnden Sprossen stets die genannte Seite zu der durch Wurzelhaare befestigten, mit 2 Reihen Amphigastrien besetzten chlorophylllosen, die freiliegende Seite zu der Intercellularräume und Stomata entwickelnden, chlorophyllhaltigen sich ausbilden sah, auch erkannte wie durch diese Lage schon frühzeitig den Sprossen die Fähigkeit verliehen wird, sich durch Umkippen der wachsenden Enden wieder in die einmal eingenommene Lage zu versetzen, wenn sie in verkehrte Lage gebracht worden sind. Er glaubte, hieraus den Schluss ziehen zu können, dass die Feuchtigkeit und die Beschattung die Erzeugung der Wurzelhaare, das Licht diejenige der Spaltöffnungen hervorrufe.

v. Mohl machte in seiner oben angeführten Abhandlung über die Symmetrie der Pflanzen die meisten bilateralen Pflanzentheile namhaft, nämlich den Thallus der Flechten und vieler Pilze, die Stengel der Lebermoose, der Lycopodien, diejenigen von *Lemna*, der Gräser, vieler Coniferen, desgleichen diejenigen vieler Laubhölzer, die er wegen der fächerförmigen Verzweigung, und vieler kriechender Stengel, die er wegen der Eigenthümlichkeit, ihre Blätter durch Drehung in 2 Zeilen zu stellen, zu den symmetrischen rechnete, ferner die Blätter, viele Blüten und Blütenstände. Er achtete bereits auf die innige Beziehung der symmetrischen Bildung zur Lage der Theile zum Horizonte, indem es ihm auffiel, dass alle derartigen Glieder seitlichen Ursprunges und nicht von senkrechter, sondern schiefer oder horizontaler Richtung sind. Wie sehr er dies anerkannte, geht aus seinen folgenden Worten

genügend hervor. „Fassen wir ins Auge, dass wir bei dem Stamme der Jungermannien, Lycopodien die ausgezeichnetste symmetrische Bildung bei solchen Arten finden, bei welchen der Stamm eine kriechende Lage besitzt, und dass bei Arten mit aufrechten Stämmen die Bildung in die concentrische übergeht, so dürfen wir auch nicht zweifeln, dass die symmetrische Bildung der Aeste bei den Phanerogamen mit der seitlichen Stellung derselben und mit ihrem eigenthümlichen Streben, nicht wie der Stamm senkrecht in die Höhe, sondern unter einem bestimmten gegen den Horizont geneigten Winkel zu wachsen, in Verbindung steht. Wie genau der Zusammenhang dieses Wachsthumes in schiefer Richtung mit der Stellung der Blätter und der fächerförmigen Verzweigung ist, sehen wir besonders in solchen Fällen, in welchen bei einer Tanne, z. B. *Pinus balsamea* nach Verlust des Gipfeltriebes ein Seitenast denselben ersetzt und nun alle Eigenthümlichkeiten des letzteren annimmt.“ Dagegen wurde v. Mohl wieder durch andere Betrachtungen daran gehindert, eine fremde Kraft als Ursache bilateraler Bildungen anzusehen. Der Umstand, dass gewisse fächerförmige Coniferenzweige, zumal diejenigen der Araucarien, wenn sie zu Ablegern benutzt werden, obgleich sie dann in einer senkrechten Lage sind, dennoch fortfahren in der Fächerform fortzuwachsen, lässt ihn in der Meinung, dass diese Art des Wachsthumes „in der eigenthümlichen Natur des Zweiges begründet“ sei. Ja v. Mohl war so weit von dem Gedanken, es könne eine fremde Kraft einen Pflanzentheil zu bilateraler Organisation veranlassen, entfernt, dass er geradezu den differenten anatomischen Bau der beiden Seiten der symmetrischen Zweige der *Thujopsis* als den sichersten Beleg, dass nicht mechanische Verhältnisse der Grund dieser Bildungen sein können, anführt.

Die zuerst von Schimper<sup>1)</sup> erwähnte, von Henry<sup>2)</sup> für die Knospen der Laubhölzer weiter ausgeführte Thatsache der Antitropie zweizeilig angeordneter Blätter, die in der entgegengesetzten Rollung der Blätter beider Zeilen bei den Gramineen, in der entgegengesetzten und gegen den Horizont orientirten schiefen Stellung der Insertionen derselben bei den Holzgewächsen ihren Ausdruck findet, wurde von Hartig<sup>3)</sup> für eine Folge des

1) Beschreibung des *Symphytum Zeyheri*, Geiger's Magazin, 28. Bd. p. 96 ff.

2) Beitrag zur Kenntniss der Laubknospen. Nov. Act. Ac. C. L. Tom. XVIII. p. 527 ff., Tom. XXII. p. 1.

3) Naturgeschichte der forstl. Culturpflanzen. 1851. p. 177.

Strebens der Blätter erklärt, mit ihrer Oberseite sich dem Lichte zuzukehren, von Wigand<sup>1)</sup> dagegen als in der Organisation der Theile selbst ursprünglich begründet betrachtet.

Schimper<sup>2)</sup> beobachtete ferner die nach der Lage zum Horizonte ungleiche Verdickung des Holzkörpers von der Verticale abgelenkter Zweige, die entweder an der oberen (epinastisch) oder an der unteren (hyponastisch) oder an der oberen und unteren Seite (diplonastisch) stärker in die Dicke wachsen, als an den Seiten, ohne dass er jedoch näher auf die Ursachen eingegangen wäre.

Wichura<sup>3)</sup> machte darauf aufmerksam, dass bei den Fissidenteen die Ebene der zweizeiligen Blattstellung rechtwinklig zur Richtung der einseitigen Beleuchtung orientirt ist; dass bei vielen Hypneen die Zweizeiligkeit der Aeste die gleiche Beziehung zum Lichte hat, und dass bei den symmetrisch gebauten Mooskapseln eine bestimmte Seite dem Lichte zugekehrt ist, so dass die symmetrische Theilungsebene mit den Lichtstrahlen zusammenfällt.

Mit Bestimmtheit als Wirkungen fremder Kräfte wurden bilaterale Bildungen des Pflanzenkörpers, gestützt auf experimentelle Nachweise, zuerst hingestellt gleichzeitig von Hofmeister<sup>4)</sup> und von mir<sup>5)</sup>. Die umfassenden Erörterungen des Ersteren auf dem bezeichneten Gebiete concentriren sich in dem Gedanken, dass in der Richtung der Lothlinie wirkende Kräfte eine Förderung des Wachsthumes nach abwärts oder aufwärts und damit bilaterale Bildungen bedingen. So bringt Hofmeister die nur an nicht verticalen Zweigen stattfindende Vergrößerung der oberen Nebenblätter gegen die unteren, die Verbreiterung der seitlichen Blattinsertionen solcher Zweige an ihrem oberen Rande mit ihrem Verhältniss zur Verticale in Verbindung. Auch die Symmetrie der Gramineenstengel, welche hervorgebracht wird durch das wechselwendige Uebergreifen der Scheidenränder der successiven Blätter, führt er auf diese Beziehung zurück, indem er sie dadurch erklärt, dass der nach oben gewendete Rand der Blattanlage rascher wächst und daher sich zuerst an den Stengel anschmiegt, während

1) Der Baum. 1854. p. 44—46.

2) Bericht der Naturforscher-Versammlung in Göttingen 1854.

3) Beiträge zur Physiologie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Bot. II. p. 195—198.

4) l. c. p. 579 ff.

5) Ueber die Einwirkung der Gravitation auf das Wachsthum einiger Pflanzentheile. Bot. Zeitg. 1868 No. 51.



der entgegengesetzte Rand erst über jenen nach oben hin übergreift. Dass die Gravitation diese Wachstumsweise bedinge, schliesst Hofmeister aus der Thatsache, dass auch an unterirdischen Trieben die gleichen Rollungsverhältnisse der Blattscheiden auftreten, und daraus, dass er an Keimpflanzen von Gramineen, welche in einem Rotationsapparate einer raschen Drehung um eine verticale Achse ausgesetzt wurden, die Scheidenrollungen mit ihren freien Rändern nach der Rotationsachse hin, der Centrifugalkraft entgegen, also wie sonst nach oben sich ausbilden sah. Die Erscheinung, dass an den zweizeilig geordneten Blättern mancher zur Verticale geneigter Achsen (*Begonia*, *Ulmus*, *Alnus*) die hinteren Hälften grösser sind, führt Hofmeister auf den Umstand zurück, dass in der Knospe diese Blätter gefaltet und ihre hinteren Hälften nach oben gekehrt sind, während bei denjenigen, wo die vorderen Blatthälften grösser sind, die Faltungsebene der Lamina in der Knospe einen Winkel mit der Verticalen bilde, so dass die vordere Hälfte nach oben liegt. Als eine Förderung des Wachsthumes nach oben deutet Hofmeister auch das nach oben Gerichtete der zusammengefalteten Blatthälften in den Knospen von *Tilia* u. a. Weiter macht er eine andere Reihe von Bildungen namhaft, bei denen in der unteren Hälfte eine Förderung des Wachsthumes stattfindet. So die in der Knospe nach unten gekehrten Hälften der Blätter von der Verticale abgelenkter Zweige von *Celtis*, *Vitis* und der Coniferen mit flachen Nadeln, und die in der unteren Hälfte sich stärker verdickenden kriechenden Farnstämme und horizontalen Coniferenäste. Ferner erinnert Hofmeister daran, dass an den Embryonen der Gefässkryptogamen das erste Blatt an der nach unten gekehrten Seite entspringt, sowohl an den festgewachsenen Prothallien der Farne als auch an den nach der zufälligen Lage ihres Schwerpunktes sich legenden Makrosporen von *Marsilia* und *Pilularia*. Die abweichenden Formen, welche die Blätter an den seitlichen Zweigen mancher Coniferen, besonders Cupressineen, annehmen, bringt Hofmeister ebenfalls mit in der Richtung der Verticale wirkenden Kräften in Verbindung, und zwar ist er, da an einseitig beleuchteten Individuen von *Thuja* und *Biota* die Entwicklung in gleicher Weise erfolge, geneigt, anzunehmen, „dass nur der Einfluss der Schwerkraft die Wachstumsrichtungen der gegen den Horizont geneigten Zweige modificire,“ ein Ausspruch, dessen Sinn mir jedoch nicht völlig klar ist, weil die Fächerzweige der *Biota* be-

kanntlich vertical stehen. Auch bei den in querrer Richtung abgeplatteten Seitenzweigen vieler Cacteen nimmt Hofmeister eine vertical wirkende Kraft als Ursache der abweichenden Form an. Zu den durch Lichteinfluss erzeugten bilateralen Bildungen rechnet er die gegen den Horizont geneigten Sprosse von *Selaginella*, deren Oberblätter er bei mehrmonatlichem Lichtausschluss weit minder hinter den Unterblättern an Grösse zurückbleiben sah, als dies bei Beleuchtung der Fall ist. Die Stengel von *Schistostega* und *Fissidens* werden nach Hofmeister nur wenn im Lichte angelegt, zweizeilig, unter dem Boden dreizeilig beblättert, desgleichen haben von *Vaccinium Myrtillus* und *Polygonum Sieboldii* nur die am Lichte angelegten zweizeilige, die unterirdischen  $\frac{2}{5}$  oder  $\frac{3}{8}$  Stellung. Endlich sollen sich die abgeplatteten Stengel gewisser Leguminosen, welche im Knospenzustande isodiametrisch sind, rechtwinklig zur Beleuchtungsrichtung orientiren; die sich entwickelnden Zweige einer *Acacia longifolia*, welche um eine senkrechte Achse rotirend einseitig beleuchtet wurde, behielten isodiametrische Gestalt.

An dem oben angeführten Orte habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass an den horizontalen oder schiefen Zweigen vieler Holzpflanzen die der unteren Kante angehörigen Blätter die grössten, die an der oberen stehenden die geringsten und die zu beiden Seiten befindlichen intermediäre Dimensionen annehmen, was sich in der Länge der Stiele, in der Länge und Breite der Lamina, bei gefiederten Blättern in der Länge der Glieder der Blattspindel, in der Anzahl der Fiederpaare, in der Grösse der Foliola ausspricht. Ich wies nach, dass diese Zweige, welche im Knospenzustande die bezeichneten Unterschiede noch nicht erkennen lassen, sich mit diesen Wachsthumdifferenzen nach ihrer Lage zum Horizonte orientiren, indem ich zeigte, dass wenn dieselben während ihrer Entwicklung in umgewendeter Lage sich befinden, die ersten unter diesen Umständen sich ausbildenden Blätter zwar noch im früheren Sinne, wenngleich schon minder ausgeprägte ungleiche Dimensionen annehmen, an den folgenden aber allmählich diese Verhältnisse sich umkehren, so dass die mit den gefördertsten früheren Unterblättern in gleicher Reihe liegenden Blätter nun die kleinsten werden und umgekehrt. Ich konnte beweisen, dass diese Bildungen auch ohne Einwirkung des Lichtes zu Stande kommen, pass also die Gravitation dieselben hervorzubringen vermag, denn es zeigte sich nicht nur, dass auch in constanter Dunkelheit die aus den Knospen hervorgehenden Zweige in ihrer natürlichen

gegen den Horizont geneigten Lage die gleichen Unterschiede der Blattbildungen an der oberen und unteren Seite annehmen, sondern dass auch unter diesen Umständen es gelingt, die Differenzen willkürlich umzukehren, wenn man die Sprosse dabei in umgewendeter Lage fixirt. Zugleich stellte sich aber auch die Betheiligung des Lichtes insofern heraus, als in constanter Dunkelheit die Differenz der Dimensionen der Ober- und Unterblätter nicht den hohen Grad erreichte, wie bei Beleuchtung, indem zumal die Oberblätter hierbei weit minder in ihrem Wachstume gehemmt wurden. Letzteres stimmt genau mit Hofmeisters Beobachtung an den Oberblättern der Selaginellen bei dauerndem Lichtausschlusse überein.

Wiesner<sup>1)</sup> constatirte kurz nachher ebenfalls die beträchtlichere Grösse der an der Unterseite geneigter Zweige stehenden Blätter und ihrer Theile und fand auch, dass sie schwerer sind, als die übrigen. Dieser Thatsache giebt er aber eine Deutung und eine Darstellung, die den Anschauungen nicht conform sind, in denen Hofmeister und ich diese und ähnliche Verhältnisse aufgefasst haben. Für Wiesner scheint die Lage des Sprosses, an welchem diese Blätter sitzen, an sich irrelevant zu sein, und er unterscheidet nur die Richtung, welche die an den verschiedenen Kanten geneigter Zweige stehenden Blätter selbst gegen den Horizont einnehmen. Denn er drückt jene Thatsache folgendermassen aus: „Unter sonst gleichen Verhältnissen ist das Gewicht der Blätter desto geringer, je mehr sie sich der vertical aufrechten, und desto grösser, je mehr sie sich der vertical abwärts gerichteten Stellung nähern.“ Nach seiner Erklärung hat dies seinen Grund darin, dass die Erdschwere auf den Ernährungsprocess des Blattes (das Einwandern der Nahrungsstoffe in das Blatt vom Zweige aus) einen Einfluss ausübt. Weiter giebt Wiesner an, dass bei *Goldfussia anisophylla* die Ungleichheit der Blätter durch Umkehrung der Zweige zwar nicht ganz gehoben, aber doch die Gewichts-differenz der Blätter eines Paares vermindert werde.

Peyritsch<sup>2)</sup> brachte Blütenknospen des *Galeobdolon luteum* nach Abkneipen des Stengelendes in verticale Lage und sah darnach die Blumenröhren solcher Blüten gerade bleiben. Er schliesst daraus, dass die Knickung der Blumenröhren dieser Pflanze von

1) Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter. Sitzb. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Wien, 5. Nov. 1868.

2) Sitzber. der k. k. Akad. der Wissensch. Wien, 17. Juni 1869.

der Lage zum Horizonte abhängig sei, und sucht diese Abhängigkeit auch auf den Saum der Blume auszudehnen, womit er die häufigen Pelorien gipfelständiger Blüthen in Verbindung bringt.

Einige weitere Fälle von durch fremde Kräfte erzeugten bilateralen Bildungen fand ich <sup>1)</sup> späterhin auf: die horizontalen oder schiefen Seitenzweige der Coniferen mit flachen Nadeln. Dieselben sind bilateral, indem ihre Blätter an der oberen und unteren Kante des Sprosses sich scheidend an beiden Seiten desselben kammartig in eine einzige horizontale Ebene zu liegen kommen, wobei ihre morphologischen Oberseiten zenithwärts gekehrt sind. Ueberdies haben die Blätter, die der oberen Kante angehören, die geringste, die an der unteren stehenden die grösste, die seitlichen intermediäre Länge. Die Verzweigung geschieht fächerartig aus der rechten und linken Kante. Der so eingerichtete Spross verhält sich gleichsam wie ein vollkommenes Blatt: er ist transversal-geotropisch und heliotropisch; wird er aus seiner natürlichen horizontalen Richtung abgelenkt, so nimmt er, solange er noch im Wachstume begriffen ist, dieselbe durch Krümmungen und Achsendrehungen wieder ein, wobei die vorher zenithwärts gelegene Kante immer wieder diese Lage empfängt. Ich zeigte an *Taxus baccata*, *Pinus Picea*, *balsamea*, *canadensis*, dass die Anlage zu dieser Bilateralität hier dem Sprosse nicht ursprünglich inhärent, dass sie im Knospenzustande desselben noch nicht vorhanden ist, dass vielmehr der Spross erst bei der Entwicklung je nach seiner zufällig gegebenen Lage zum Horizonte sich orientirt, indem die Knospen aus der natürlichen Lage abgelenkter Sprosse bei ihrem Austriebe keine Achsendrehungen erleiden und jedesmal in der ihnen gegebenen Lage die zum Horizonte orientirten Bildungen annehmen, sowohl bei Beleuchtung als bei Ausschluss des Lichtes.

Pfeffer (l. c.) fand, dass die Brutknospen der *Marchantia polymorpha* selbst nicht bilateral werden: wenn sie an der aufliegenden Seite Wurzelhaare getrieben haben, können sie auch an der anderen dergleichen erzeugen, wenn diese auf das Substrat umgewendet wird. Nur die Schwerkraft und der Contact mit einem festen Körper locken die Wurzelhaare hervor; an senkrechten Substratflächen treten sie an beiden Seiten der Brutknospen auf, unabhängig von Berührung und Beleuchtung; an horizontal stehen-

---

1) Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870, p. 22—30.

den bilden sie sich unter allen Umständen auf der Unterseite, auf der entgegengesetzten nur wenn diese mit einem festen Substrate in Contact steht, unabhängig von Beleuchtung. Dagegen orientiren sich die austreibenden Seitensprossen, die sich zum bilateralen Laube entwickeln, und zwar schon sehr frühzeitig, lediglich nach der Beleuchtung. Ob, wenn beide Seiten beleuchtet sind, der Contact mit dem Substrate den Ausschlag giebt, konnte Pfeffer nicht entscheiden. Es gelang ihm ebensowenig, Stücke von entwickeltem Marchantialaub, als Stengel von *Calypogeia Trichomanes* und *Selaginella Kraussiana*, zwischen Glasplatten gehalten und an der Unterseite beleuchtet, an den neugetriebenen Theilen die Orientirung der Ober- und Unterseite sowie die Grössenverhältnisse der Ober- und Unterblätter umkehren zu sehen.

Sachs<sup>1)</sup> hat auf einige Vorkommnisse hingewiesen, welche ihm mit Hofmeisters Annahme, dass die schon in der Knospe ausgesprochene Bilateralität gewisser Sprosse mit der Lage der Knospe zum Horizonte in causalem Zusammenhange stehe und durch fremde Kräfte (Gravitation oder Licht) hervorgerufen werde, nicht vereinbar erscheinen. An den geneigten Zweigen von *Cercis canadensis* mit rechts und links stehenden Knospen ist die Mediane der ebenfalls zweizeilig geordneten Blätter der letzteren vertical, und sämtliche Blätter kehren ihre freien Ränder gegen den Mutterspross, die Rücken ihrer Mittelnerven nach aussen, so dass also der Hauptschnitt dieser symmetrischen Knospen horizontal steht. Dagegen sitzt die letzte Knospe des Zweiges der Unterseite desselben an, ihre Blätter stehen rechts und links neben dem verticalen Hauptschnitte. Es sei hiernach die Lage dieser symmetrischen Bildungen zum Horizonte eine variable, und nur zum Muttersprosse eine constante, indem der Hauptschnitt stets radial zu demselben gestellt ist. Sachs schliesst daraus, dass hier die zum Horizonte in constanter Beziehung stehende Gravitation nicht als Ursache betrachtet werden könne. Auch die symmetrischen Bildungen unter den Coniferen hält er nicht für solche, die durch fremde Kräfte hervorgebracht werden und stützt sich hier auf die Wahrnehmung, dass bei *Cupressin*-sämlingen an den mit decussirter Blattstellung versehenen fächerförmig sich verzweigenden Seitensprossen bald aus den rechten und linken, bald aus den oberen und unteren Blättern die Verzweigungen hervorgehen. Auch die

---

1) l. c. 3. Auflage. p. 193—196.

bei v. Mohl schon herbeigezogene Beobachtung an den Stecklingen der *Araucaria excelsa* deutet er in diesem Sinne. Endlich findet Sachs bei den dickstämmigen kriechenden Begoniaarten die grossen Blatthälften nach unten, bei den dünnstämmigen aufrechten, wenn diese übergeneigt sind, nach oben liegen. Da hier bei nahe verwandten Pflanzenformen entgegengesetzte Verhältnisse eintreten, und selbst bei aufrechten Begoniastämmen die Ungleichhälftigkeit der Blattflächen vorkommt, so ist Sachs auch in diesem Falle davon entfernt, in fremden Kräften die Ursache der Bilateralität des Sprosses zu finden; vielmehr erinnert er daran, dass bei allen Begonien die Seitenknospen so orientirt sind, dass die grossen Blatthälften dem Muttersprosse zugekehrt sind.

Nach den im Vorstehenden zusammengestellten Angaben der bisherigen Schriftsteller über die durch fremde Kräfte hervorgerufenen bilateralen Bildungen sind wir auf diesem Gebiete dermalen noch zu keinen allgemeinen wissenschaftlichen Sätzen gelangt, und es scheinen nicht sowohl die einander entgegengesetzten Meinungen, als auch wirklich verschiedenartiges Verhalten der einzelnen hier in Betracht kommenden Pflanzen daran die Schuld zu tragen. Unter diesen Umständen sind wir zunächst darauf angewiesen, weitere hierhergehörige Fälle zu sammeln und ihren Charakter festzustellen. Einen anderen als diesen Zweck haben auch die folgenden Untersuchungen nicht, von denen ich einige Punkte in Kürze bereits auf der Naturforscher-Versammlung zu Leipzig 1872 mitgetheilt habe (Vergl. die amtl. Berichte des Tageblattes dieser Versammlung p. 146).

Die in der Hauptsache bekannten morphologischen und anatomischen Verhältnisse der Sprosse von *Thuja occidentalis* sollen hier nur zur Orientirung über das Folgende dargelegt werden. Die kräftigeren vertical aufwärts wachsenden Triebe sind im Querschnitte isodiametrisch; sie haben gegenständige decussirte Blätter und relativ lange Internodien. Die länglich rhombischen Blätter sind fast ganz der Stengeloberfläche aufgewachsen; sie stellen eigentlich nur ein mächtig entwickeltes Blattkissen dar, welches die ganze Internodiumoberfläche bis zu den nächst unteren Blättern einnimmt und mit einer kleinen Spitze als schwacher Andeutung des freien Theiles des Blattes endigt. Alle vier Blattreihen sind hier morphologisch und anatomisch einander ganz gleich. Jedes Blatt hat unter seiner Spitze einen Höcker, welchem inwendig eine Oeldrüse entspricht. Von dieser läuft in der Mediane eine kleine

Erhabenheit bis zum nächstunteren Blattpaare herab, so dass zwischen dieser und den beiden Blatträndern ein flacher oder etwas vertiefter Streifen sich bildet. Auf diesen beiden Streifen trägt das Blatt die Spaltöffnungen. Diese sind aber nicht über die ganze Fläche derselben regelmässig vertheilt, sondern stehen in kleineren, längeren oder kürzeren Gruppen, die zugleich durch eine besondere Form der Epidermiszellen charakterisirt sind. Die gewöhnlichen Oberhautzellen dieser Blätter haben nämlich eine in longitudinaler Richtung stärker gestreckte Gestalt, ihre Querwände sind in der Regel schief gestellt und die Zellen regelmässig in Längsreihen geordnet, so dass die Epidermis einigermaßen prosenchymatisch erscheint (Fig. 1 a,a). Innerhalb der Verbreitungsbezirke der Stomata finden wir die Oberhaut ebenfalls aus solchen Zellen zusammengesetzt; aber es treten hier viele umschriebene inselartige Stellen von vorzugsweise streifenförmigem Umrisse auf, wo die Epidermiszellen eine andere Beschaffenheit haben: sie sind in keiner bestimmten Richtung vorwiegend gestreckt, erscheinen breiter und somit ungefähr isodiametrisch, aber ganz unregelmässig; die Querwände haben meist verschiedenartige Richtungen und die Anordnung der Zellen in Längsreihen ist fast ganz verwischt, so dass ein regelloses Parenchym entsteht; überdies sind die Seitenwände dieser Zellen merklich schwächer verdickt; ihre Tüpfel treten daher minder deutlich hervor als in jenen (Fig. 1, b bis b). Nur auf diesen Stellen kommen Spaltöffnungen vor. Auf jedem der beiden grossen Spaltöffnungsbezirke des Blattes sind parenchymatische Oberhautstellen von sehr verschiedener Grösse und Gestalt vereinigt: lange und schmale, kurze und breite erscheinen ohne bestimmte Regel zerstreut, doch haben sie alle Neigung zu einer in longitudinaler Richtung gestreckten, mehr oder minder elliptischen, Gestalt (Fig. 2). Die umfangreichsten dieser Stellen enthalten im Allgemeinen auch die meisten Spaltöffnungen, die kleinen nur wenige, ja manche der kleinsten sind auch ganz spaltöffnungslos. Viele Stomata stehen mit ihrer Spalte in longitudinaler, viele aber auch in anderer Richtung. Eine Vergleichung der 4 Spaltöffnungsbezirke je zweier auf gleicher Höhe stehender Blätter, die also nach 4 verschiedenen Seiten des aufrecht stehenden Sprosses gekehrt sind, lässt nicht entdecken, dass einer oder zwei derselben vor den übrigen in der Frequenz und Grösse der mit Spaltöffnungen besetzten parenchymatischen Epidermisstellen irgend merklich voraus ist. Es lässt sich also in dieser Hinsicht an den in Rede stehen-

den Sprossen keine Differenz zweier gegenüberliegender Seiten constataren.

Unter der Epidermis befindet sich zunächst eine einfache Schicht, langer faserförmiger, stark verdickter Sclerenchymzellen, die in longitudinaler Richtung liegen. Dieser Gewebstheil fehlt überall unter den spaltöffnungenführenden parenchymatischen Stellen der Epidermis, und da bei Oberflächenschnitten diese Zellenlage gewöhnlich mit abgetragen wird, so markiren sich die parenchymatischen Epidermisstellen durch dieselbe noch viel schärfer, indem da, wo an den Rändern dieser Stellen die beiden Formen der Oberhautzellen durch Zwischenstufen in einander übergehen, jene subepidermale Zellschicht plötzlich aufhört. Das Mesophyll tritt also an diesen Stellen bis an die Epidermis vor, an den übrigen ist es durch die Sclerenchymschicht von ihr getrennt. Es besteht aus ungefähr isodiametrischen dünnwandigen Zellen, von denen die der zwei äussersten Schichten kleiner und chlorophyllreich sind, während die tiefer liegenden grösseren nur geringe Mengen Chlorophyll enthalten. Zwischen den letzteren befinden sich auch um das Mehrfache grössere rundliche Zellen, welche einen homogenen gummösen Inhalt führen. Die äusseren grünen Zellen sind rundlich bis polygonal und demgemäss bilden sie bald deutliche Intercellulargänge, bald schliessen sie unmittelbar aneinander. Ersteres ist vorzugsweise in der Nähe der Spaltöffnungen der Fall. Auch dieser innere Bau ist an allen Blättern derselbe, dem Sprosse kommt auch in dieser Beziehung nicht der Charakter eines bilateralen Gebildes zu.

Die fiederförmig verzweigten Sprosssysteme letzter Ordnung, welche eine horizontale Richtung einzunehmen pflegen, zeigen erheblich andere morphologische und insbesondere anatomische Verhältnisse. Sie sind stark abgeplattet, von schmal elliptischem Querschnitte, dessen grosser Durchmesser in der Horizontalebene liegt. Die Gestalt der Blätter ist die gleiche wie im vorigen Falle, dagegen sind die Internodien viel kürzer, so dass die ebenfalls ganz auf den Stengel aufgewachsenen Blätter genauer rhombisch erscheinen. Eine andere Eigenthümlichkeit der Blätter wird durch die abgeplattete Gestalt des Sprosses bedingt. Sie haben nämlich auch hier decussirte Stellung, und zwar sind zwei gegenüberstehende Blattzoilen den breiten Seiten, die beiden anderen den Kanten des flachen Sprosses angesetzt. Jene Blätter sind vollständig flach und jedes liegt ganz auf einer der beiden Seiten; diese dagegen



sind seitlich zusammengedrückt, kielförmig, so dass die eine Längshälfte der einen, die andere der gegenüberliegenden breiten Seite des Sprosses angehört. Jene mögen Facialblätter heissen und als Ober- und Unterblätter unterschieden werden, je nach der Seite, die sie an dem in natürlicher Richtung befindlichen Sprosse einnehmen; diese können Marginalblätter genannt und ihre Hälften als obere und untere bezeichnet werden. Der subapicale eine Oeldrüse einschliessende Höcker ist nur den beiden Facialblättern eigen. Die Verzweigung geschieht nur aus den Achseln der Marginalblätter. Ausser dieser symmetrischen Bildung besitzt der Spross auch in seinem anatomischen Baue eine ausgesprochene Bilateralität.

Auch hier treten uns wieder die Spaltöffnungsbezirke an der analogen Stelle des Blattes entgegen wie am verticalen Hauptsprosse, allein sie sind nur auf der unteren Seite ausgebildet. Die Unterblätter sind also in ihren beiden Längshälften mit solchen versehen, die Oberblätter völlig spaltöffnungslos; und von den Marginalblättern trägt nur die der Sprossunterseite angehörige Hälfte ihren Spaltöffnungsbezirk, der entsprechende der oberen Hälfte ist nicht entwickelt. Die Marginalblätter sind also anatomisch ungleichhälftig ausgebildet. Zur Orientirung über die Lage der Spaltöffnungsbezirke an der Unterseite diene Fig. 3, wo diese Stellen am Facialblatte und an den Marginalblättern eingezeichnet sind. Auch in der Gestalt der Epidermiszellen kehrt der oben angegebene Unterschied wieder, dergestalt, dass die regellos parenchymatische Form der Epidermis wiederum nur den Spaltöffnungsbezirken zukommt. Innerhalb der letzteren tritt nun die weitere Eigenthümlichkeit hervor, dass in ihrer ganzen Ausdehnung nur die parenchymatische Form der Epidermis zu finden ist: die einzelnen Inseln, welche dieses Gewebe bei den aufrechten Sprossen in der prosenchymatischen Grundmasse bildet, haben sich hier auf Kosten und unter völligem Verschwinden der letzteren zu einer einzigen zusammenhängenden Area vergrössert. In derselben stehen nun die Spaltöffnungen in grosser Anzahl und sehr dichter Stellung, mit ihren Spalten verschiedene, obgleich vorwiegend longitudinale Richtung einnehmend. Weiter tritt hier auch ein Unterschied in der Beschaffenheit der Epidermen der beiden Seiten des Sprosses ein, insofern die Cuticula an der Oberseite stärker entwickelt ist; letztere hat daher einen gewissen Glanz, während die Unterseite matt erscheint; dazu kommt, wiewohl in den meisten

Fällen nur schwach, die Andeutung eines reifartigen Ueberzuges auf den Spaltöffnungsbezirken, wodurch diese Stellen schon dem blossen Auge einigermaßen kenntlich werden. Dieser Ueberzug ist in der unmittelbaren Umgebung der einzelnen Spaltöffnungen augenscheinlich am stärksten und geht Hand in Hand mit dem Auftreten buckelartiger Verdickungen, welche die Cuticula in der Nähe der Spaltöffnungen in regelloser Vertheilung bildet. Auch hier erhalten die beiden Formen der Epidermis einen weiteren Unterschied untereinander durch das Vorkommen und Fehlen des subepidermalen Sclerenchyms. Indessen kommen unter der prosenchymatischen Epidermis hin und wieder Stellen vor, wo das Sclerenchym fehlt und das Mesophyll unmittelbar an die Oberhaut grenzt; hingegen fehlt das Sclerenchym unter der parenchymatischen Epidermis regelmässig; die Spaltöffnungsbezirke sind daher immer sclerenchymlos. Daher ist dieses Gewebe an der Oberseite vorzugsweise vertreten (Fig. 4 sc), an der Unterseite nur spärlich ausserhalb der Spaltöffnungsbezirke (s. Fig. 4).

Einen bemerkenswerthen Ausdruck erhält die Bilateralität des Sprosses endlich auch hinsichtlich der Structur des Mesophylls. Soweit dasselbe der Oberseite des Sprosses angehört, ist es durch einen grösseren Chlorophyllgehalt und durch eine Zellenform ausgezeichnet, die hiermit überhaupt in weiter Verbreitung im Pflanzenreiche zusammenzuhängen pflegt. Es kommt nämlich eine Annäherung an die pallisadenförmige Structur zu Stande: die Zellen der drei äussersten chlorophyllreichsten Schichten sind in radialer Richtung zur Oberfläche etwas gestreckt oder wenigstens von Seitenwänden begrenzt, die genau rechtwinklig zur Oberfläche gestellt sind. Auf diese Weise schliessen sie seitlich unmittelbar aneinander, die Bildung von Intercellularen unterbleibt hier. An den Zellen der äussersten Schicht übertrifft der radiale Durchmesser gewöhnlich die tangentialen, die Zelle wird annähernd pallisadenförmig; in der zweiten und dritten Schicht ist der radiale den tangentialen ungefähr gleich. Oder in der ersten und dritten ist letzteres der Fall und die mittlere Schicht hat die pallisadenförmige Gestalt. Bisweilen sind die Zellen dieser 3 Schichten auch in radiale Reihen geordnet, und dadurch nimmt das Gewebe noch mehr ein an das Pallisadengewebe der Blätter anderer Pflanzen erinnerndes Aussehen an (Fig. 4 p.). Die weiter nach innen folgenden chlorophyllärmeren Zellen haben dagegen mehr rundliche Gestalt, einen etwas grösseren Durchmesser, regellose Anordnung

und sind mit grossen Gummizellen (g) untermengt, verhalten sich also den analogen im aufrechten Hauptsprosse gleich. Das Mesophyll der Sprossunterseite hat nur etwa zwei Schichten chlorophyllreichster Zellen unter der Epidermis, deren Chlorophyllgehalt jedoch relativ geringer ist als in den entsprechenden Zellen der Oberseite. Diese Zellen sind ungefähr isodiametrisch, zeigen keine ausgesprochen radiale Anordnung und bilden wegen ihrer etwas abgerundeten Gestalt Intercellularen, die zumal in der Nähe der Stomata deutlich hervortreten (Fig. 4 s). Nach innen zu schliessen sich wiederum chlorophyllarme weitere Zellen an, die mit grossen Gummizellen untermengt sind. Die Folge des geringeren Chlorophyllgehaltes der Unterseite ist die hellgrüne Farbe, durch die sie sich von der dunkelgrünen Oberseite unterscheidet. Vergleicht man das Mesophyll der aufrechten Hauptsprosse mit demjenigen der Ober- und Unterseite der flachen Sprosssysteme, so steht dasjenige der letzteren Seite jenem ungleich näher; die Veränderung beruht also eigentlich auf einer Steigerung der Mesophyll- und Chlorophyllbildung an der Oberseite. Auch im inneren Baue ist mithin der scharfe Gegensatz zwischen Ober- und Unterblättern, desgleichen auch die Ungleichheit der den beiden Sprossseiten angehörigen Längshälften der Marginalblätter ausgesprochen. — Auf das Fibrovasalsystem scheint sich dagegen die Bilateralität der Sprosse nicht zu erstrecken. Ich vermuthete, dass an den Blattspuren der Ober- und Unterblätter ein Unterschied, zumal im Phloëmtheile, hervortreten möchte. Dieselben sind bei ihrem gleichzeitigen Austritte aus dem Gefässbündelkranze leicht zu erkennen. Ich konnte zwar Fälle beobachten, wo der dem Oberblatte angehörige Strang einen etwas stärker entwickelten Phloëmtheil besass als der untere; dort bestand er aus 6 bis 7 radialen Zellreihen, deren mittlere längste 6 bis 7 Zellen enthielten; hier wurde er aus 3 bis 4 solchen mit 4 bis 5 Zellen in den längsten mittlen Reihen gebildet. Dagegen war wieder an anderen horizontalen Sprossen mit gleichfalls vollständiger Differenzirung der Ober- und Unterseite eine Ungleichheit in den Mächtigkeitsverhältnissen der bezeichneten Blattspuren nicht zu entdecken. Ich möchte daher auf die in einzelnen Fällen hervortretenden Unterschiede kein grosses Gewicht legen.

Der Unterschied zwischen den aufrechten Hauptsprossen und den horizontalen Sprosssystemen ist aber doch nur ein gradueller; man kann sich die letzteren aus den ersteren entstanden denken, indem hierzu nur nöthig ist anzunehmen, dass das Wachsthum der

Internodien und Blätter in gewissen Richtungen gefördert, in anderen gemindert ist, und dass bei der Ausbildung der Gewebe dieselben bald bis zum endlichen Verschwinden unter Förderung anderer Gewebe zurücktreten, bald ihrerseits soweit gefördert sind, dass sie die anderen verdrängen. In der Stärke der Cuticula, in der Zellenzahl und Zellenform des peripherischen Mesophylls, im Chlorophyllgehalte der Zellen desselben liegen ebenfalls nur graduelle Unterschiede. Ja es kommt vor, dass in der Differenz der Organisation das eine Extrem auch wirklich nicht erreicht wird. So ist die Oberseite der Sprosse nicht immer absolut spaltöffnungslos; bisweilen finden sich auf den Oberblättern in der Nähe ihrer Basis, immer innerhalb des Bereiches, der sonst mit Stomata besetzt ist, eine oder wenige Spaltöffnungen. Zwischen der regelmässigen und der bilateralen Form der Sprosse besteht auch ein allmählicher Uebergang, den man von Internodium zu Internodium verfolgen kann. Die regelmässig gebauten aufrechten Hauptsprosse geben Zweigen den Ursprung, an denen früher oder später die Metamorphose sich vollzieht; diese sind es, welche sich zu den horizontalen Sprosssystemen fortbilden. Sie erleiden an ihrem unteren Theile eine Achsendrehung um ungefähr einen Viertelkreisbogen. Auf diese Weise kommt die Verzweigungsebene dieser Sprosse, die morphologisch in deren Mediane liegt, transversal zu liegen, und dadurch ist die Möglichkeit für die horizontale Ausbreitung dieser Sprosssysteme geschaffen. Mitunter wird auch ein Zweig dem Hauptsprosse gleich; er wächst aufrecht weiter und sein Bau bleibt regelmässig. Aber auch jene Zweige sind in ihren ersten Internodien regelmässig, und überhaupt dem Hauptsprosse gleich. Nach einer bald grösseren bald kleineren Anzahl solcher Internodien beginnt der allmähliche Uebergang, indem zunächst die Internodien kürzer werden und der in der Horizontalebene liegende Durchmesser derselben etwas grösser wird als der ihn rechtwinklig schneidende, so dass die Ober- und Unterblätter mehr flach, die seitlichen mehr zusammengedrückt werden; zu gleicher Zeit verschwindet an den letzteren die Oeldrüse. Wenn der Zweig in seinem unteren regelmässigen Stücke mehr aufrecht steht, so ist die eben betrachtete Stelle zugleich diejenige, wo die allmähliche Abwärtskrümmung zu wagerechter Lage beginnt. In dem Maasse, als in den folgenden Internodien diese Richtungsänderung fortschreitet, nimmt hier auch die morphologische und anatomische Veränderung zu. Verweilen wir zunächst noch bei

der eben betrachteten Stelle, die den Anfang der morphologischen Wandelung bezeichnet, so ist hier bereits auch die anatomische Gleichheit beider Sprosshälften einigermaßen gestört. Zwar finden sich auf den Oberblättern und den oberen Hälften der Marginalblätter die Spaltöffnungsbezirke noch in der früheren Beschaffenheit oder doch nur wenig im Sinne einer Reducirung der stomataführenden Stellen verändert; aber die entsprechenden nun zur unteren Sprossseite gewordenen Blatttheile enthalten in ihren Spaltöffnungsbezirken merklich zahlreichere und breitere stomataführende Stellen, und die ganze Seite beginnt schon ein mehr blassgrünes, mattes Ansehen zu erhalten. Auch im Mesophyll hat die Aenderung begonnen: zwar sind die äusseren Schichten der Mesophyllzellen an beiden Seiten des Sprosses noch ziemlich gleichmässig rundzellig und mit Intercellularen versehen, aber von denen, die an der Oberseite liegen, sind ungefähr drei reichlich mit Chlorophyll ausgestattet, an der Unterseite dagegen finden sich höchstens zwei dergleichen. Indem nun in den folgenden Internodien die abgeplattete Gestalt des Sprosses immer ausgeprägter hervortritt, verschwinden allmählig an der Oberseite die mit Spaltöffnungen besetzten parenchymatischen Oberhautstellen gänzlich oder bis auf die oben bezeichneten geringen Reste, und das Mesophyll dieser Seite nimmt allmählig seine mehr pallisadenartige Zellenform an, während an der Unterseite die spaltöffnungenführenden Stellen bis zum Zusammenfliessen zunehmen, das Mesophyll jedoch keine wesentliche Veränderung erleidet. Auf diese Weise erlangt der Spross den vollkommenen Grad seiner Bilateralität.

Hat der Spross einmal seine bilaterale Beschaffenheit angenommen, so bildet er sich immer in dieser Weise fort, auch seine Zweige sind von den ersten Internodien an bilateral. Die Fortbildung ist aber eine begrenzte; nach einer Reihe von Jahren hören diese Sprosssysteme zu wachsen auf, bleiben dann noch eine Zeitlang stehen, und später reinigt sich der Stamm von ihnen, in dem Maasse als er sich verlängert und neue dergleichen erzeugt. Es haben also diese Sprosse auch in diesem Verhalten eine gewisse Aehnlichkeit mit Blättern. Die Fortbildung derselben in bilateraler Form ist nun aber unter gewöhnlichen Umständen bedingt durch ihre Stellung zum Horizonte: nur insofern die eine Seite während der Zeit ihrer Entwicklung dem Zenith zugekehrt ist, nimmt sie die Beschaffenheit der Oberseite, die andere nur insofern

sie die entgegengesetzte Lage hat, diejenige der Unterseite an. Es hängt somit die bilaterale Ausbildung des Sprosses in der Vertheilung der Gewebe auf zwei bestimmte Seiten desselben von der Einwirkung äusserer Kräfte auf die Pflanze ab. Der Beweis für das Gesagte lässt sich in einfacher und unzweideutiger Weise geben, wenn man solche Sprosse in verkehrter horizontaler Lage sich weiter entwickeln lässt. Ich habe solche Versuche mehrere Jahre, immer mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Es wurden zu diesem Zwecke solche horizontal gewachsene Zweiglein von Lebensbäumen, welche in vollkommenem Grade bilaterale Ausbildung zeigten, ohne von der Pflanze abgeschnitten zu werden, durch Festbinden dauernd in verkehrte horizontale Lage versetzt. Dies geschah theils im Frühlinge, bevor die Enden der Sprosse ihre Vegetation begonnen hatten, theils auch zu späterer Zeit, als die Sprosse bereits im Austreiben begriffen waren. Das Wachsthum der Versuchszweiglein wurde dadurch in keiner Weise aufgehalten oder unterbrochen, noch in seinem Maasse irgend merklich beschränkt. Nachdem in vorgerückterer Jahreszeit die Vegetation ihre normale Endschaft erreicht hatte, wurden die Versuchszweiglein zur Untersuchung abgenommen. Die Stelle, an welcher die diesjährige Vegetation begonnen hat, ist zwar bei dieser Pflanze nicht an einer besonderen Blattformation zu erkennen, weil keine Knospenschuppen gebildet werden, also die letzten vorjährigen und die ersten diesjährigen Blattpaare morphologisch einander gleich sind, aber sie lässt sich mit der grössten Genauigkeit angeben nach dem freudig grünen Colorit, welches sämmtliche in der jüngsten Vegetationsperiode erzeugten Stücke besitzen, und von welchem das mehr düstere Aussehen der älteren Theile scharf absticht. Ja man kann mittelst dieses Merkmales sogar an einem und demselben Blatte beurtheilen, wie viel von ihm im vorigen Jahre ausgebildet worden, und welches Stück erst in der diesjährigen Vegetationsperiode fertig geworden ist. Die letzten 1 bis 2 Blattpaare dieser Sprosse gelangen nämlich in derselben Vegetationsperiode nicht mehr zur vollständigen Grösse, sie bleiben klein und bilden so die nackte Endknospe. Beim Wiedererwachen der Vegetation werden zuerst diese Blätter vergrössert; und dies geschieht lediglich durch basales Wachsthum: die entwickelfähig gebliebene Basis des Blattes schiebt sich als ein neues Stück hinter den vorangehenden Blättern hervor. Diese beiden Theile

des Blattes sind ebenfalls durch die angegebenen Nüancirungen ihres Colorites sehr scharf von einander geschieden.

Die umgewendet gewesenen Sprosse zeigten immer auf das Deutlichste, dass der Zuwachs, soweit er in der neuen Lage geschehen war, seine Bilateralität in der umgekehrten Form angenommen hatte: die jetzt nach oben gekehrte Seite, welche die Fortsetzung der morphologischen Unterseite war, hatte die Eigenthümlichkeiten einer Oberseite empfangen, und umgekehrt. Dies erwies sich schon beim ersten Anblicke, indem die Seite, welche oben gelegen hatte, die für die morphologische Oberseite charakteristische sattgrüne Farbe und Glanz, die andere dagegen matte blassgrüne Oberfläche besass. Eine Drehung des Sprosses um seine Achse, welche bei der eigenthümlichen Gestalt derselben äusserst auffällig hätte sein müssen, hatte keineswegs stattgefunden. Auch die Vermuthung, es könnte das jüngste Ende des Sprosses noch innerhalb der letzten entwickelteren Blätter eine plötzliche Umwendung gemacht haben und dann gleich mit seinen ersten Blättern wieder in der ursprünglichen Lage hervorgewachsen sein, wird durch die folgenden Angaben auf das Bestimmteste entkräftet. Im Allgemeinen ergab sich, dass die Umkehrung der Organisation niemals plötzlich vollständig wird, d. h. in dem Blattpaar des ersten Internodiums, welches sich nach der Umwendung des Sprosses ausbildet, wird niemals schon eine vollständige Umkehr der bilateralen Organisation erreicht; dies geschieht vielmehr erst in einem jüngeren Internodium. Wohl aber macht sich der auf die Umkehr der Organisation hinwirkende Einfluss bereits im ersten nach der Umwendung des Sprosses erzeugten Internodium bemerkbar. Die Geschwindigkeit der Umkehr der Merkmale aber, d. h. die Anzahl der Internodien, welche gebildet werden müssen, bis dieselben ihre Merkmale vollständig vertauscht haben, hängt von der Periode ab, in welcher die Umwendung des Sprosses geschieht, nämlich ob vor oder nach dem Beginne des Knospenaustriebes.

Wenden wir uns zunächst zu den Sprossen, welche vor dem Beginne der Vegetation in umgewendete Lage gebracht worden waren. Einen Einblick in die hier gefundenen Resultate werden die folgenden kurzen Anführungen ermöglichen. Bemerkt sei hierzu, dass ich die während des Versuches oben gelegene Seite des Sprosses, welche also die Fortsetzung der bisherigen morphologischen Unterseite ist, als „Neue Oberseite“, die andere als „Neue Unterseite“, ferner dasjenige Internodium, welches die neue Vegetationsperiode

eröffnet, dessen Blätter (gewöhnlich Marginalblätter) also im vorhergegangenen Jahre bereits einen Theil ihrer Ausbildung empfangen haben (vergl. oben), als „1. Internodium“, und die darauf folgenden mit fortlaufenden Nummern bezeichnen will. Ich gebe zunächst ein Bild von den Zahlenverhältnissen der Spaltöffnungen auf den verschiedenen Blättern verschieden alter Internodien, weil diese einen recht guten und präzisen Maassstab geben für den Fortschritt, den die Umkehrung der Organisation an gewissen Stellen gemacht hat. Die Ziffern geben die Anzahlen sämtlicher Spaltöffnungen auf einem Spaltöffnungsbezirke im oben gebrauchten Sinne, also auf einem oberen oder unteren eines Marginalblattes, oder auf einem der beiden eines Facialblattes. Man vergleiche auch die Figuren 5, 6, 7, in welchen einige Blätter mit ihren sämtlichen Spaltöffnungen nach deren Vertheilung und Lage dargestellt sind.

A. 9. und 10. Internodium.

	Neue Oberseite.	Neue Unterseite.
Marginalblatt. .	Keine Spaltöffnungen.	111 Spaltöffnungen.
Facialblatt . . .		110 - (Fig. 5).

B. 3. und 4. Internodium.

Marginalblatt. .	23 Spaltöffnungen in der akroskopen Blatthälfte. (Fig. 6 A).	44 Spaltöffnungen in der basiskopen Blatthälfte. (Fig. 6 B).
Facialblatt . . .	Keine Spaltöffnungen.	80 Spaltöffnungen in der basiskopen Blatthälfte. (Fig. 7).

C. 1. (Marginalblatt-)Internodium.

56 Spaltöffnungen in der ganzen Länge des Blattes ziemlich gleichmässig vertheilt.	36 Spaltöffnungen in der basiskopen Blatthälfte.
--	--

Zur Erläuterung der vorstehenden Angaben diene Folgendes. Im 9. und 10. der seit Umwendung des Sprosses erzeugten Internodien ist die Umkehrung der Bilateralität bereits vollständig eingetreten. Im 3. und 4. Internodium dagegen ist die Vertauschung der beiderseitigen Merkmale noch unvollständig, wenngleich die der neuen Lage entsprechende Einrichtung bereits das Uebergewicht gewonnen hat. Denn die Zahl der Spaltöffnungen auf der neuen Unterseite ist zwar noch hinter derjenigen, die im 9. und



10. Internodium zu finden ist, erheblich zurück, aber sie ist doch grösser als auf den entsprechenden Theilen der neuen Oberseite. Es ergibt sich hieraus, dass die Nachwirkung des Einflusses, wie er in der früheren Lage des Sprosses sich äusserte, an dieser Stelle noch nicht völlig erloschen ist. Worin aber diese scheinbare Nachwirkung eigentlich besteht, wird alsbald klar, wenn man die Bedeutung der eigenthümlichen Vertheilung der Spaltöffnungen erwägt, die an der neuen Unterseite ziemlich genau nur die basiskope Hälfte der Blätter, an der neuen Oberseite die akroskope Blatthälfte einnehmen. Das 3. und 4. Internodium gehören noch zu denjenigen, deren Blätter in der vorhergehenden Vegetationsperiode bereits in jugendlichem Zustande vorhanden waren. Wegen der ausgesprochen basipetalen Entwicklung des Blattes unserer Pflanze entspricht der der Spitze zugekehrte Theil des fertigen Blattes seinem jugendlichen Zustande. Es sind also im vorliegenden Falle die akroskopen Blatthälften bereits in der vorhergehenden Vegetationsperiode ausgebildet oder doch in der Anlage vorhanden gewesen und haben damals die nicht wieder rückgängig zu machende Disposition zur Ausbildung ihrer Gewebe empfangen. Sie müssen also in diesen Theilen den Stempel der früheren Einwirkung tragen. Hingegen sind die basiskopen Blatthälften so gut wie neuen Ursprunges. Da nun die neue Unterseite die frühere morphologische Oberseite bildete, so müssen die akroskopen Blatthälften derselben auch den Charakter dieser letzteren Seite tragen, d. h. spaltöffnungslos sein, und der Spaltöffnungen erzeugende Einfluss der neuen Lage kann sich nur in der basiskopen Blattfläche geäussert haben, welchen Forderungen denn auch die oben unter B. angegebenen Befunde durchaus entsprechen. Ebenso ist es nun auch verständlich, warum an der neuen Oberseite des Marginalblattes nur noch in der akroskopen Blatthälfte, welche früher die morphologische Unterseite bildete, Spaltöffnungen vorhanden sind. Einer besonderen Erklärung bedarf es, warum das Facialblatt der neuen Oberseite im 4. Internodium bereits keine Spur des früheren Einflusses mehr aufzuweisen hat, nämlich ganz spaltöffnungslos ist, während doch das unmittelbar vorhergehende Marginalblatt in seiner akroskopen Hälfte noch deutlich den Charakter der früheren Ausbildung trägt. Es rührt dies daher, dass die Entwicklung je zweier aufeinander folgender Marginalblatt- und Facialblattpaare nicht gleichen Schritt hält: jene eilen voraus, sie werden zu breiten seitlichen Flügeln, während diese in dem von den letzteren gebildeten Winkel noch verborgen,

nur mit ihrer äussersten Spitze sichtbar sind; erst später schieben dieselben sich hervor und erhalten ihre Ausbildung, die an den Marginalblättern um diese Zeit schon beträchtlich vorgeschritten ist. In unserem Falle war also die Entwicklung des Facialblattes soweit verzögert, dass in der früheren Lage die für die Spaltöffnungen bestimmte Region des Blattes noch nicht angelegt war, und somit ging das Blatt in der neuen Lage ganz spaltöffnungslos hervor. Natürlich musste das gegenüberstehende Facialblatt der neuen Unterseite entsprechend im entgegengesetzten Sinne gefördert sein; mit anderen Worten: die Differenz der gegenüberstehenden Facialblätter musste ungleich grösser sein als die der Ober- und Unterhälfte des danebenstehenden Marginalblattes. In der That drücken auch die unter B. für die Facialblätter angegebenen Befunde „keine Spaltöffnungen“ und „80 Spaltöffnungen“ eine ungleich grössere Differenz aus, als die für die beiden Hälften des Marginalblattes, die sich mit 23 und 44 Spaltöffnungen gegenüberstehen. Die vorstehenden Erörterungen führen zu dem Schlusse, dass kein Grund vorliegt, eine eigentliche Nachwirkung des früheren Einflusses nach Umwendung des Sprosses anzunehmen, denn was an den ersten nach der Umwendung fertig gebildeten Blattpaaren der neuen Organisation nicht entspricht, ist nichts weiter als das in der früheren Lage Gewordene. Ich habe endlich unter C. auch die Verhältnisse des ersten nach der Umwendung des Sprosses fertig gebildeten Blattpaares, welches ein marginales war, angegeben. Dasselbe besass über die Hälfte die für die vorjährige Ausbildung zeugende schwarzgrüne Färbung, nur die kleinere basiskope Hälfte stach durch freudig grüne Färbung ab. Man sieht, wie bereits an dieser ersten Neubildung des umgewendeten Sprosses der neue Einfluss zum Ausdrucke gekommen ist, indem das basale, erst in dieser Periode erzeugte Blattstück an seiner neuen Unterseite noch Spaltöffnungen bekommen hatte, die bei anderer Lage dort nicht entstanden wären. Dass die neue Oberseite des Marginalblattes mehr Spaltöffnungen besass, als die Unterseite, ist erklärlich, weil sie ja zum grössten Theile in der vorigen Vegetationsperiode mit dem Charakter einer morphologischen Unterseite gebildet worden war. Dagegen kann es auffallen, dass sie dergleichen auch in ihrem basiskopen, also in der neuen Lage gebildeten Stücke trug. Auf einem gleichen von der Basis aus abgemessenen Stücke, welches etwa den vierten Theil der Länge des ganzen Blattes betrug, hatte aber die neue Unterseite 32, die neue Oberseite 22 Spaltöffnungen. Ob-

gleich also die Gesamtzahl der Stomata oben grösser war als unten, übertraf doch die neue Unterseite die obere in der Frequenz der Spaltöffnungen innerhalb des basalen in der neuen Lage des Sprosses ausgebildeten Stückes, woraus also der die Erzeugung der Spaltöffnungen hemmende Einfluss an der neuen Oberseite gleichfalls schon an dieser ersten Neubildung klar zu Tage tritt. Nichtsdestoweniger nöthigt aber der obige Befund zu dem Schlusse, dass bei zwei morphologisch gleichwerthigen und gleichalterigen entwicklungsfähigen Geweben die Anregung Spaltöffnungen zu erzeugen in dem bisher nicht dazu disponirten Gewebe leichter Erfolg hat, als die Unterdrückung der Stomatabildung in demjenigen, welches bereits dazu prädestinirt war. Auch dieses Ergebniss aber scheint mir noch nicht zu der Annahme zu berechtigen, dass eine wirkliche Nachwirkung des früheren Einflusses nach Umkehrung des Sprosses stattfand, denn man kann wohl vermuthen, dass in einem Gewebe, welches unmittelbar vor seiner definitiven Ausbildung steht, diejenigen Vorgänge stattgefunden haben, als deren spätere, aber nothwendige und auf keine Weise rückgängig zu machende Folge die zur Bildung von Spaltöffnungen führenden Zelltheilungen sich darstellen.

Hinsichtlich der übrigen Structurverhältnisse, die sich nach Umwendung der Sprosse ergaben, ist zu bemerken, dass die Epidermis überall innerhalb des von den Spaltöffnungen besetzten Areales die regellos parenchymatische Structur besass, mit allen den oben als für sie charakteristisch angegebenen Eigenthümlichkeiten, insbesondere auch mit den Buckelbildungen der Cuticula und mit der vermehrten Wachsausscheidung; dass sie dagegen ausserhalb der spaltöffnungenführenden Strecken aus regelmässig gereihten parenchymatischen Zellen zusammengesetzt war. Insbesondere bildeten die Spaltöffnungsbezirke auch hier überall ein zusammenhängendes Areal, inselartige Isolirungen einzelner spaltöffnungenführender Stellen innerhalb prosenchymatischer Epidermis, wie sie in der regelmässigen Region der Sprosse allgemein vorkommen, fanden sich, geringe Andeutungen abgerechnet, nicht. Nur waren natürlich in der Uebergangsregion die Spaltöffnungsbezirke mit ihrer charakteristischen Epidermisstructur in der schon angegebenen beschränkten Längsausdehnung im Blatte vorhanden, bald auf die basiskope, bald auf die acroskope Hälfte beschränkt. Auch das Mesophyll war durch die Umwendung des Sprosses zu einer Umkehr seiner Organisation an beiden Seiten veranlasst worden, die

dort ihre Vollständigkeit erreichte, wo das Gleiche hinsichtlich der Epidermis eingetreten war; der Spross hatte hier unter seiner neuen Ober- und Unterseite ein Mesophyll von einer Structur, die ganz der oben beschriebenen regelmässig der morphologischen Ober- beziehentlich Unterseite zukommenden entsprach.

Gehen wir nun über zu den Ergebnissen, welche die Umwendung solcher Sprosse lieferte, die bereits ihre Vegetation wieder begonnen hatten, und bei denen etwa vier Internodien des diesjährigen Triebes noch in der früheren Lage vollständig ausgebildet worden waren. Ich bezeichne die Internodien wieder mit fortlaufenden Zahlen nach ihrer Aufeinanderfolge vom ersten der diesjährigen Periode an. Die Spaltöffnungszahlen beziehen sich wiederum nur auf einen Spaltöffnungsbezirk.

#### A. Letzte vorjährige Internodien.

	Unterseite.	Oberseite.
<b>Marginalblatt.</b>	94 Spaltöffnungen auf der ganzen Länge d. Blattes.	Keine Spaltöffnungen.
<b>Facialblatt . . .</b>	56 Spaltöffnungen auf der ganzen Länge d. Blattes.	

#### B. 13. und 14. Internodium.

	Neue Oberseite.	Neue Unterseite.
<b>Marginalblatt.</b>	15 Spaltöffnungen im akroskopen Blattstücke.	105 Spaltöffnungen in der grösseren basiskopen Blatthälfte.
<b>Facialblatt . . .</b>	8 Spaltöffnungen im akroskopen Blattstücke.	49 Spaltöffnungen in der grösseren basiskopen Blatthälfte.

#### C. 11. und 12. Internodium eines anderen Sprosses.

<b>Marginalblatt.</b>	7 Spaltöffnungen im akroskopen Blattstücke. (Fig. 8 A).	149 Spaltöffnungen in der grösseren basiskopen Blatthälfte. (Fig. 8 B).
<b>Facialblatt . . .</b>	Keine Spaltöffnungen.	132 Spaltöffnungen in der grösseren basiskopen Blatthälfte.

Es ergibt sich hieraus, dass nach der Umwendung der Sprosse ganz analoge Frequenz- und Vertheilungsverhältnisse der Spaltöffnungen eingetreten waren; wie bei den vorher angeführten Versuchen. Auch zeigte die weitere Untersuchung in der Ausbildung

der Epidermis und des Mesophylls völlige Analogie mit den dort gewonnenen Ergebnissen. Auffallend aber ist, dass hier die Umkehrung der Bilateralität merklich langsamer stattgefunden hatte. Bedenken wir, dass etwa erst vom fünften diesjährigen Internodium an der Spross in umgewendeter Lage sich weiter entwickelte, so würde das unter B. angeführte 13. und 14. Internodium das 9. und 10. der in neuer Lage gebildeten sein und sich demnach mit dem oben pag. 167 unter A. beschriebenen gleichwerthigen vergleichen lassen, welches einem vor Beginn der Vegetation umgewendeten Sprosse angehörte. Während dort die neue Oberseite bereits sich gänzlich der Spaltöffnungen entkleidet hat, sind hier auf derselben immer noch dergleichen, wenn auch in geringer Zahl, vorhanden; und die neue Unterseite ist in der Frequenz der Spaltöffnungen gegen diejenige in jenem Falle zurück. Unter C. der umstehenden Uebersicht haben wir das nur um zwei Internodien jüngere 11. und 12. Internodium eines anderen zu derselben Zeit nach Beginn der Vegetation umgewendeten Sprosses. Hier hatte zwar die Umkehrung der Organisation grössere Fortschritte gemacht, aber sie hatte doch nur einen Grad erreicht, der bei einem vor Beginn der Vegetation umgewendeten Sprosse entschieden zeitiger eintritt. Das hier angeführte Facialblatt der neuen Oberseite war in der That das erste spaltöffnungslose. Wie wenig die vorhergehenden Internodien sich von dem früheren Typus entfernt hatten, mag daraus erhellen, dass an der neuen Oberseite das Facialblatt des 8. Internodiums noch 130, und das des 6. sogar 142 Spaltöffnungen aufwies. Man sieht hieraus, dass an einem Sprosse, dessen bereits nach einem bestimmten Plane begonnene Entwicklung im vollen Zuge ist, die Umkehrung der Organisation merklich verzögert wird. Trotzdem ist es auch hier wenig wahrscheinlich, dass nach Umwendung der Sprosse eine wirkliche Nachwirkung des früheren Einflusses stattfindet. Denn bei einem Sprosse, dessen Entwicklung eben im Gange ist, wo also die Zahl der vorhandenen jugendlichen Internodien eine grössere, die Abstufungen ihrer Entwicklungsstadien allmählichere sind, da greifen eben auch die Vorbereitungen für die dereinstige Ausbildungsform weiter hinaus. Eine wichtige Stütze erhält diese Meinung durch den Befund, dass auch hier die der neuen Lage entsprechenden Organisationen der Uebergangsregion immer nur in den basiskopen, also zuletzt zur Entwicklung gekommenen Blattstücken hervortreten, während die älteren akroskopen Theile noch die frühere Einrichtung besitzen.

Die vorstehenden Ergebnisse führen zu dem Schlusse, dass die Bilateralität der flachen Sprosse der *Thuja occidentalis* die Folge einer äusseren Kraftwirkung ist, zu deren Quelle die beiden Seiten horizontalstehender solcher Sprosse eine bestimmte Lage haben. Es kann dies mithin nur eine Kraft sein, welche für gewöhnlich zum Horizonte in einer bestimmten, sich gleichbleibenden Beziehung steht. Und hier haben wir nur die Wahl zwischen der Gravitation und dem Lichte. Für beide Möglichkeiten giebt es bereits bekannte Analogien: so die Förderung des Wachstums geneigter Sprosse an der Unter- oder Oberseite, desgleichen die Förderung der an der unteren Kante derselben entspringenden Seitenglieder durch die Gravitation, andererseits der bei diesen Erscheinungen hervortretende begleitende und gleichsinnige Einfluss des Lichtes, vor allem aber die Abhängigkeit der Gewebedifferenzirung in der Ober- und Unterseite des Laubes von *Marchantia polymorpha* vom Lichte. Für unseren Fall könnte nach den bisherigen Mittheilungen sowohl die Gravitation, als auch das Licht das wirkende Agens sein. Es bedarf somit anderer Wahrnehmungen, um zu entscheiden, welcher dieser beiden Kräfte in diesem Fall der Einfluss zuzugestehen ist.

Im Bisherigen ist von den bilateralen flachen Sprossen immer nur als von horizontalen die Rede gewesen. In dieser Stellung findet man aber diese Sprosssysteme nicht immer. An grösseren, besonders dicht gewachsenen Büschen wird man meistens nicht vergeblich nach solchen suchen, welche aufrecht stehen und mit ihrer fächerartigen Verzweigung in einer Verticalebene sich befinden. In diesem Falle ist in der Regel die eine Fläche des Sprosssystemes nach aussen, gegen den Umfang des Busches hingekehrt, die andere nach dem Inneren desselben. Sprosse, die mehr im Inneren des Busches entspringen, von oben her stark beschattet sind und nur von einer Seite her aus der Umgebung Licht empfangen, desgleichen solche, die von nebenstehenden Pflanzen im Zenith und einseitig stark beschattet sind, befinden sich häufig in verticaler Stellung und mit der einen Fläche der hellen, mit der anderen der dunkleren Seite zugekehrt. Auch solche Sprosse haben die gewöhnliche abgeplattete Form und meistens auch einen bilateralen Bau, indem die dem Lichte zugekehrte Seite die Eigenthümlichkeiten der morphologischen Oberseite, die beschattete diejenigen der Unterseite aufweist. In dem Grade der Bilateralität kommen aber hier alle möglichen Abstufungen vor, von einer kaum angedeuteten Differenz bis zur grössten Vollständigkeit, wie sie

den horizontalen Sprossen eigen ist; und dieser Punkt verdient hauptsächlich unsere Aufmerksamkeit. An einem ziemlich alten Exemplare des hiesigen Gartens, dessen horizontale Sprosse die normale Bilateralität besitzen, liessen sich verticalgewachsene Sprosssysteme mit folgenden Strukturverhältnissen auffinden. Den höchsten Grad von Bilateralität, wobei die eine Fläche der Sprosse ganz ohne Spaltöffnungen, die andere reichlichst mit solchen besetzt war, zeigte z. B. ein aufrechter Ast, dessen Flachsprosse in einer ungefähr im Meridian stehenden Verticalebene sich befanden. Von oben her war die Beleuchtung sehr gemindert; die nach Westen gekehrte Seite lag nach dem Umfange des Baumes zu und genoss ungehindert die Beleuchtung des Westhimmels; die entgegengesetzte Seite war gegen das Innere des Baumes zu gekehrt und daher im Lichtgenusse wesentlich beeinträchtigt. Jene Seite war als morphologische Ober-, diese als Unterseite ausgebildet, und zwar vollständig in allen den Merkmalen, die hierbei in Betracht kommen. Auch die Oberflächenbeschaffenheit beider Seiten zeigte den bekannten Gegensatz, der schon bei makroskopischer Betrachtung auf die vollständige Bilateralität des Sprosses schliessen lässt. Einige andere vertical gewachsene vom Zenith her schwach beleuchtete Sprosssysteme, die mit ihrer Ebene ebenfalls ungefähr im Meridian standen, waren weniger einer so ausgeprägt einseitigen Beleuchtung ausgesetzt, befanden sich aber dennoch nicht nach allen Himmelsgegenden hin in völlig gleichem Lichtgenusse. Gen Süden und Westen hatten sie mehr freien Himmel, als nach Osten und Norden, wo Zweige benachbarter Bäume und Sträucher ihnen einen grossen Theil des Himmels verdeckten. An diesen Sprossen war die Bilateralität nicht in vollständigem Grade eingetreten, jedoch hatte überall die nach Westen gekehrte, also die im Lichtgenusse etwas begünstigte Seite eine mehr im Sinne der morphologischen Oberseite geschehene Ausbildung angenommen; und zwar erstreckte sich dieses nicht etwa auf einzelne Internodien, sondern auf das ganze Sprosssystem gleichmässig. Der Grad der Differenz beider Seiten war bei den einzelnen Sprosssystemen etwas verschieden. Bei dem einen hatte die Westseite auf den Marginalblättern einzelne zerstreut stehende Stomata in einem über die die ganze Länge des Blattes gehenden Bezirke; auf den Facialblättern der nämlichen Seite fanden sich nur einige wenige Spaltöffnungen in jeder Hälfte, welche hier mehr gegen die den Marginalblättern zugekehrten Ränder sich zurückgezogen hatten. Dagegen

besass die andere Seite des Sprosses ebenso zahlreiche, ebenfalls gleichmässig vertheilte Spaltöffnungen, sowohl auf den Marginal- als auch auf den Facialblättern, wie in normalen Fällen die morphologische Unterseite. An einem anderen Sprosse zeigte sich die Differenzirung in derselben Weise orientirt, aber die Westseite trug auf Marginal- wie Facialblättern noch etwas mehr Spaltöffnungen als im vorigen Falle; immerhin aber war die Präponderanz der Stomatazahlen auf der Ostseite noch immer deutlich ausgeprägt. Ein dritter Spross endlich glich dem zuletzt genannten so ziemlich in der Anzahl der Spaltöffnungen auf der Westseite; dagegen war dieselbe auf der gegenüberliegenden entschieden gemindert, dergestalt dass die Differenz beider Seiten weit schwächer war und die Präponderanz der Stomata an der Ostseite nur unbedeutend hervortrat. Dieser letztere Spross liess auch einen Unterschied in der helleren und dunkleren Färbung, sowie im Glanze und der Mattigkeit der beiden Oberflächen, der in den ersten beiden Fällen noch einigermaßen, wiewohl auch schwächer als sonst hervortrat, kaum noch mit Sicherheit angeben. Endlich führe ich noch ein anderes vertical stehendes Sprossystem an, dessen Ebene den Parallelkreisen parallel war, und welches nach Süden und besonders nach Westen hin zwar viele fremde Zweige vor sich hatte, jedoch zeitweilig directe Insolation genoss, während es an der Nordseite mehr freien Himmel hatte. Das Aussehen beider Seiten desselben war im Allgemeinen gleich oder äusserst ähnlich, so dass es eigentlich mit unbewaffnetem Auge nicht gelang, eine Bilateralität aufzufinden. Mit dieser äusseren Gleichheit steht auch die grosse Aehnlichkeit der anatomischen Verhältnisse beider Seiten im Einklange. Die einzelnen Zweiglein sind in dieser Hinsicht nicht ganz einander gleich. An manchen ist die Differenz noch am grössten: die Südseite hat erheblich weniger Spaltöffnungen, die auf den Marginalblättern in der ganzen Länge derselben, jedoch in minder dichter Stellung, auf den Facialblättern in noch geringerer Anzahl, und vorzugsweise gegen die seitlichen Ränder hin auftreten; die Nordseite ähnelt mehr einer echten morphologischen Unterseite, wenngleich sie an Zahl der Spaltöffnungen noch hinter einer solchen zurückbleibt. An anderen Zweiglein wiederum ist sogar in der Frequenz der Spaltöffnungen kein Unterschied mehr zu finden: an beiden Sprossseiten bilden dieselben die nämlichen Bezirke, wie in normalen Fällen an der morphologischen Unterseite, aber sie stehen auf denselben in mehr zerstreuter, weitläufiger Anordnung



und in geringerer Zahl. Keine der beiden Seiten entspricht also in vollständigem Grade der echten morphologischen Unterseite; sie stellen beide intermediäre Zustände dar.

Diese Ergebnisse sprechen unzweideutig dafür, dass Beleuchtungsverhältnisse allein genügen, um einen Thujaspross bilateral zu machen. Denn in der verticalen Stellung, in welcher eine verschiedene Einwirkung der Gravitation auf beide Seiten ausgeschlossen ist, nahmen diejenigen Sprosse, welche den grössten Verschiedenheiten der Beleuchtung an beiden Seiten ausgesetzt waren, auch die vollständigsten Differenzen im Baue dieser Seiten dergestalt an, dass der im Lichtgenusse begünstigten die Organisation der morphologischen Oberseite verliehen wurde. Geringe Verschiedenheiten im Grade der Beleuchtung beider Seiten brachten auch immer eine minder vollständige Bilateralität zu Stande, bei welcher stets die im Lichtgenusse bevorzugte Seite mehr im Sinne einer morphologischen Oberseite ausgebildet war. Und es konnte nicht verkannt werden, dass mit dem Grade der Beleuchtungsdifferenzen auch der Grad, den die bilaterale Ausbildung erreichte, in einem gewissen direct proportionalen Verhältnisse stand; ja die Sprosse waren in dieser Beziehung ziemlich empfindliche Anzeigen für grössere oder geringere Beleuchtungsgrade in der einen der beiden Himmelsrichtungen, denen ihre Seiten zugekehrt waren. Insbesondere zeigt der zuletzt angeführte Fall, wie von zwei entgegengesetzten Himmelsgegenden, deren eine durch fremde Gegenstände theilweise verdeckt, deren andere dagegen frei ist, doch die erstere den Charakter der optisch kräftigeren annehmen kann, sobald nur von ihr aus der Pflanze zeitweilig directes Sonnenlicht zu Theil wird. Verhältnissmässig selten mag die Combination zwischen der Grösse der direct sichtbaren Himmelsstelle und der Intensitäten des von ihnen ausströmenden Lichtes auf beiden Seiten des Sprosses einen gleichen Effect erzielen, und der Spross erscheint uns dann überhaupt gar nicht mehr bilateral. In allen diesen Fällen ist es höchst bemerkenswerth, dass die Differenzen in der Organisation beider Seiten nicht etwa bloss auf einzelne Internodien, sondern wirklich auf das ganze Sprosssystem sich erstreckten, und dass dabei auch ganz andere Vertheilungen der Spaltöffnungen stattfanden, als sie in der Uebergangsregion umgewendeter Horizontalsprosse hervortreten. Nicht etwa die früher oder später erzeugten akro- und basiskopen Blatthälften waren es, die allein in der Abweichung sich hervorthaten, sondern auf der

ganzen Länge der Blätter zeigte sich die relative Verminderung oder Steigerung der Stomatabildung; es bestanden Spaltöffnungsbezirke von normaler Ausdehnung, aber mit in verschiedenem Grade geschwächter Frequenz der Spaltöffnungen, zum Beweise, dass hier ein stetig dauernder Einfluss, wie ihn eben die am Orte der Pflanze constante Beleuchtungsart bieten konnte, im Spiele gewesen sein musste.

Zu dem nämlichen Resultate führen auch die folgenden Wahrnehmungen, indem sie bestimmt zeigen, dass die Unterdrückung der Stomatabildung auf der zenithwärts liegenden Seite eines horizontalen Sprosses nur dann erfolgen kann, wenn diese Seite hinreichend beleuchtet ist. Ich fixirte Zweiglein auf die oben angegebene Weise in umgekehrter Lage, entzog aber der nunmehr oben liegenden morphologischen Unterseite dadurch die Beleuchtung vollständig, dass ich auf denselben Stücke dicken, schwarzen Tuchstoffes von ungefährer Form des Sprossumrisses befestigte. So behandelte Triebe blieben zwar in ihrer Entwicklung auffallend zurück, erzeugen jedoch immer einige neue Internodien, an denen das Gesagte sich herausstellt. Während nämlich sonst nach Umwendung des Sprosses die bisherige morphologische Unterseite, wenn sie beleuchtet ist, an den sich neu erzeugenden basalen Stücken der vorhandenen Blätter sogleich Abnahme und Aufhören der Stomatabildung eintreten lässt, war hier bis zu den jüngsten Internodien stets das jüngste basale Blattstück das an Spaltöffnungen reichste, gerade so wie es der Fall ist, wenn die morphologische Unterseite nach unten gekehrt bleibt. Bei Sprossen dagegen, welche in natürlicher Lage verblieben, aber an der Oberseite in gleicher Weise verdunkelt waren, zeigte sich an den jüngeren Internodien in den Basaltheilen der Blätter dieser Seite der Anfang der Anlage von Spaltöffnungen, während die älteren unter Beleuchtung erzeugten Blätter der nämlichen Seite dieses Sprosses völlig spaltöffnungslos waren. Spontan horizontal gewachsene Sprosse, die durch ein über ihnen befindliches dichtes Dach anderer Aeste stark beschattet sind, erzeugen auch auf der morphologischen Oberseite oft zahlreiche Stomata. So finde ich z. B. bei einem solchen auf der Oberseite ein Marginalblatt mit 77, das nächste Facialblatt in der einen Hälfte mit 20 Spaltöffnungen versehen, während die analogen Zahlen an der Unterseite 108 und 76 betragen. Umgewendete Sprosse, welche an der künstlich verdunkelten, oben liegenden morphologischen Unterseite in normaler Weise fortführen, Spalt-

öffnungen zu erzeugen, bildeten solche auch auf den basiskopen jüngsten Blattstücken der bis dahin spaltöffnungsfreien morphologischen Oberseite, gerade so wie bei jeder gewöhnlichen Umkehrung. Es geht hieraus deutlich hervor, dass hier nur der Schatten es ist, welcher die Erzeugung von Spaltöffnungen hervorlockt.

Das Ergebniss, dass das Licht die Ursache der Bilateralität der flachen Sprosse von *Thuja occidentalis* ist, finden wir auch bestätigt, wenn wir den Aufbau dieses Baumes aus einzelnen Sprossgenerationen verfolgen und ermitteln, welche der letzteren den Charakter der Flachsprosse annehmen und wovon die Pflanze bei der ersten morphologischen Orientirung der beiden Seiten derselben abhängig ist.

Bekanntlich geht die Blattstellung bei *Thuja* schon frühzeitig in die gegenständige über. Die 4 Blattrihen des Hauptsprosses sind, wie schon oben erwähnt, nach Form und Bau einander gleich. Die Verzweigung geschieht aber schon in dieser Region ausschliesslich von einer Blattpaarreihe aus, so dass die Zweige zweizeilige Anordnung erhalten. In der Regel wird erst nach mehreren homologen Blattpaaren ein Zweig gebildet, und zwar abwechselnd aus dem rechten und linken Blatte. Diese Zweige erster Ordnung haben schräg aufrechte Anlagerichtung und sind, wenigstens an ihrer Basis wie der Hauptspross regelmässig. Auch bei ihnen ist die Verzweigung zweizeilig; die Ebene der letzteren fällt morphologisch mit der Verzweigungsebene des Hauptsprosses zusammen, indem an jedem Zweige die in der Mediane stehenden Blattpaare zur Erzeugung der Zweige zweiter Ordnung bestimmt sind. Viele Zweige erster Ordnung bilden sich dauernd regelmässig fort, und nehmen aufstrebende Richtung an, so dass sie dem Hauptsprosse durchaus gleich sich verhalten; sie werden später zu den zahlreichen aufrechten Aesten, die aus dem erstarkten Stamme hervorgehen. Die schwächeren von ihnen werden bald ganz zu flachen Sprosssystemen. Hauptsächlich sind aber die Zweige zweiter Ordnung zur Bildung dieser Sprosse bestimmt. Sämmtliche flachen Sprosssysteme haben nur eine begrenzte Fortbildung und werden nach einiger Zeit von der Pflanze abgestossen. Bei späterer fortschreitender Verzweigung und Erstarkung der Pflanze können dann auch die Zweige zweiter Ordnung den Charakter unbegrenzt fortwachsender regelmässiger Hauptsprosse erhalten und erst die Achsen dritter Ordnung zu den flachen Sprosssystemen werden, u. s. f. je nach der Höchgradigkeit der Verzweigung. Da nun durch alle Sprossgrade das Gesetz con-

stant bleibt, dass stets die medianen Blattreihen die zweigbildenden sind, so müsste eigentlich die ganze Verzweigung unserer Pflanze in eine einzige Ebene zusammengeschichtet sein. Dass dies nicht geschieht, hat sie einer Drehung zu verdanken, welche sich im Hauptsprosse und auch in den Zweigen der folgenden Ordnungen vollzieht, soweit diese den Charakter unbegrenzt fortgebildeter regelmässiger Hauptsprosse angenommen haben. Diese Torsion setzt sich weithin fort: meistens ist jedes Blattpaar aus der mit dem vorhergehenden gekreuzten Stellung um einen wenn auch meist kleinen Winkel abgelenkt, aber da dies an jedem Blattpaare in gleicher Richtung geschieht, so wird auch die Torsion auf eine längere Strecke sehr beträchtlich. So sehe ich z. B. nach 24 Internodien den Stengel völlig um  $360^\circ$  herumgedreht, so dass also innerhalb dieser Strecke die homologen Blattpaare in allen möglichen Richtungen der Windrose stehen. In anderen Fällen sind die Torsionen geringer, in anderen mögen sie vielleicht noch bedeutendere Effecte erzielen. Die Drehungsgrössen der einzelnen Internodien sind dabei oft ziemlich ungleich: bei manchen sind sie kaum merklich, bei manchen, zumal bei den längeren, sehr beträchtlich. So konnte ich z. B. an zwei nächsten homologen Blattpaaren eine Divergenz von  $65^\circ$  beobachten. Auf diese Weise kommen nun die Zweige erster Ordnung in verschiedene radiale Richtungen zum Hauptsprosse, und auf einer gewissen Länge desselben werden dergleichen von allen möglichen radialen Richtungen zu finden sein. Was die Ursache dieser Torsionen anlangt, so beruhen sie bestimmt nicht auf der Verschiebung des Vegetationspunktes, denn an den Endknospen gedachter Sprosse liegen die zahlreichen hier in dicht gedrängter Stellung befindlichen Blätter genau in 4 geraden Reihen übereinander. Die Drehung kommt erst zu Stande während der Streckung der Internodien und wächst offenbar mit dieser, denn im Allgemeinen zeigen die längsten Internodien auch die stärksten Torsionen. Die Erscheinung kann also nur dadurch hervorgebracht werden, dass beim Wachsthum in die Länge peripherische Gewebe stärker als centrale sich strecken, sei es dass, wie von gedrehten Baumstämmen bekannt ist, das Zwischeneinanderschieben der sich zu Prosenchymzellen verlängernden jüngeren Cambialzellen nach einer Seite hin, oder eine stärkere Verlängerung des Rindeparenchyms im Verhältniss zum Fibrovasalsystem die Ursache ist.

Die zu den bilateralen Sprosssystemen werdenden Zweige beginnen mit regelmässig gebauten Internodien und behalten in ihren

unteren Stücken die schräg aufrechte Anlagerichtung. Der Uebergang in die flache Form geschieht sehr allmählich, gleichzeitig mit der Anbahnung der bilateralen Organisation. Hierbei ist Folgendes zu bemerken. Da auch hier die Verzweigung stets aus den medianen Blattpaaren erfolgt, so steht die Ebene der flachen Sprosssysteme ursprünglich vertical; ihre Zweige sind der oberen und unteren Kante des schräg stehenden Sprosses eingefügt. Mithin stehen auch die zu Marginalblättern werdenden Blätter an der oberen und unteren, die zu Facialblättern werdenden an den seitlichen Kanten. Die primäre Achse des flachen Sprosssystemes nimmt in der Uebergangsregion aus dem regelmässigen in den bilateralen Theil eine erst auf längerer Strecke merklich werdende Drehung an, welche allmählich einen Viertelkreis erreicht, dieses Ziel aber nicht überschreitet, und deren Folge ist, dass nach einer Anzahl von Internodien die mediane Reihe der Blattpaare und deren Verzweigungen rechts und links zu liegen kommen. Dabei wird stets diejenige Seite zur oberen, welche sich zur morphologischen Oberseite auszubilden begonnen hat. In einem folgenden Stücke erleidet die primäre Achse des Sprosssystemes bei Annahme ausgeprägterer Bilateralität eine Abwärtskrümmung bis in ungefähr horizontale Richtung; in dieser findet dann die weitere Fortbildung und Verzweigung des Sprosssystemes statt. Die ersten Zweige der primären Achse, die an dem noch nicht gedrehten und noch mehr oder minder aufrechten Stücke derselben entspringen, richten sich selbständig entsprechend ihrer Bilateralität mit der morphologischen Oberseite zenithwärts, indem sie an ihrem Grunde die hierzu erforderlichen Krümmungen und Drehungen vornehmen. Es wird nämlich der aus der oberen Kante entspringende Zweig an seiner morphologischen Oberseite etwas convex, der aus der unteren Kante hervorgehende daselbst etwas concav. Zugleich helfen kleine Achsendrehungen mit, diese Seitensprosse mit ihrer Ebene ungefähr in horizontale Richtung zu versetzen. Die hier angedeuteten Krümmungen und Drehungen sind offenbar ganz analog und in ihren Ursachen und ihrem Mechanismus zu vergleichen den transversal-heliotropischen Bewegungen vieler ähnlicher bilateraler Pflanzenglieder, zumal der Blätter. In der That ist der bilaterale Bau des Sprosses das Primäre, die heliotropischen Richtungsänderungen sind das Secundäre. Letztere treten nur in solchen Sprosstücken auf, welche die bilaterale Metamorphose bereits begonnen haben. Mit anderen Worten: der Anfang der Umwandlung des regelmässigen

Baues in den bilateralen geschieht schon, wenn die Ebene, welche später die ungleichen Sprosshälften trennt, noch vertical steht, wenn die beiden zu Ober- und Unterblätter werdenden Blattzeilen unter sich noch keine verschiedene Lage zum Horizonte einnehmen. Da nun sämtliche Auszweigungen eines flachen Sprosssystemes an den gleichen Seiten die Eigenschaften der Ober- und Unterseite annehmen, so macht es den Eindruck, als sei eine bestimmte der beiden morphologisch gleichwerthigen Seiten des ganzen Sprosssystemes zur Ausbildung als Oberseite ursprünglich auserkoren. Ja man findet in der Regel, dass die einander nächstbenachbarten flachen Sprosssysteme eines und desselben Hauptsprosses alle an der morphologisch gleichen Seite die Ausbildung der Oberseite angenommen haben, so dass also die der einen Reihe rechts-, die der anderen linksum sich drehen mussten, um die Oberseiten zenithwärts zu kehren. Da nun die Hauptsprosse auch zweizeilig verzweigt sind, und somit ihre Blätter, wenngleich sie im Uebrigen nicht von einander verschieden sind, einen Gegensatz fertiler und steriler Paare zeigen,<sup>1)</sup> so kann man wohl für's erste zu der Vermuthung gelangen, es möchte eine von äusseren Einwirkungen unabhängige, wenn auch erst an den Sprossen höherer Ordnung zum sichtbaren Ausdruck gelangende Prädisposition einer bestimmten Seite für die Ausbildung als Oberseite in der Pflanze bestehen. Aber auch hier führt eine genauere Betrachtung zu demselben Resultate, welches wir oben auf experimentellem Wege gewonnen haben. Wenn man auf einer grösseren Strecke eines Hauptsprosses sämtliche Zweige, welche einer der beiden fertilen Blattreihen angehören, durchmustert, so findet man meistens, dass auf diejenigen Zweige, welche an der gleichen morphologischen Seite die Ausbildung der Oberseite angenommen haben, früher oder später solche folgen, bei welchen dieses an der entgegengesetzten Seite ge-

1) Bei *Biota orientalis* findet sich, obgleich hier die Sprosse nicht bilateral sind, gleichwohl die Eigenthümlichkeit, dass eine einzige Blattpaarreihe zur Bildung von Zweigen bestimmt ist und zwar ebenfalls die mediane. Indessen ist dies nicht ohne Ausnahme: an den Hauptsprossen springt oft die Zweigbildung auf die andere Blattpaarreihe über, dergestalt, dass der Spross eine gewisse Strecke weit nur aus den einen, dann wieder nur aus den anderen Blattpaaren verzweigt ist. (Vergl. auch Sachs, a. o. a. O.) Auch hier erfolgen die oben beschriebenen Torsionen der Hauptsprosse, wodurch die Zweigsysteme in verschiedene Radialebenen zu stehen kommen. Dagegen fehlen den flachen Sprosssystemen die heliotropischen Krümmungen und Drehungen: sie stehen fächerartig aufrecht, keine ihrer beiden einander gleich gebauten Seiten hat eine von der andern abweichende Beziehung zum Horizonte.

schehen ist, dass also wenn jene z. B. sich rechtsum gedreht haben, um ihre Oberseite zenithwärts zu kehren, diese linkswendig sich drehen mussten, obgleich sie derselben morphologischen Zweigreihe angehören. Eine bestimmte innere Regelmässigkeit für das Eintreten dieser Erscheinung überhaupt, sowie für die Aufeinanderfolge solcher Wendepunkte ist auf keine Weise zu entdecken. Es geht daraus hervor, dass weder eine bestimmte Seite des ganzen Hauptsprosses zur Oberseite von vornherein auserkoren ist, noch auch dass sich morphologisch feststellen lässt, welche Seite an den einzelnen sich folgenden Zweigen dies ist. Wovon dies aber abhängt, darüber erhält man leicht Auskunft, wenn man dabei die Beleuchtungsverhältnisse der betreffenden Sprossseiten am Standorte der Pflanze in Betracht zieht. Die Haupttriebe, welche sich am Umfange der Büsche oft in grosser Anzahl erheben, werden in Folge der oben beschriebenen Torsionen bald aus der ursprünglich medianen Richtung abgelenkt und kommen mit ihrer Verzweigungsebene mehr oder weniger so zu stehen, dass die eine Seite mehr gegen den Busch, die andere mehr gegen das Freie gekehrt wird. Letztere ist mithin die stärker, erstere die schwächer beleuchtete. Wir finden dann immer an den in der Beleuchtung begünstigten Seiten die Eigenthümlichkeiten der Oberseite hervortreten. Die Sprosse beider Zeilen sind dann an der nämlichen morphologischen Seite, die einen an der rechten, die andern an der linken in dieser Form ausgebildet, jene drehen sich daher links, diese rechts um ihre Achse. Diese scheinbare morphologische Gesetzmässigkeit erlischt aber, wenn weiterhin die Achsendrehungen des Hauptsprosses so weit fortgeschritten sind, dass die beiden Zweigreihen in einer Verticalebene von ganz anderer Richtung als die an einer tieferen Stelle stehenden sich befinden, ja dass sie wohl gar ihre Stellungen vertauscht haben. An diesem Punkte sind nun die Sprosse auf der gerade entgegengesetzten morphologischen Seite in der Beleuchtung begünstigt, und dem entsprechend finden wir auch jetzt die Seiten des Sprosses im umgekehrten Sinne bilateral, indem eben einfach wieder die holler beleuchteten zu den Oberseiten sich ausbilden. So findet man eine und dieselbe morphologische Zweigreihe bald an der rechten, bald an der linken Seite zur Oberseite werden; ja an stark gedrehten Hauptsprossen, wo die Torsionen mehrmals volle Umläufe beschreiben, wechselt ebenso oft der Umtausch der Organisation beider Seiten. Ungleiche Beleuchtungsverhältnisse in der Umgebung der Büsche, hervorgebracht

durch die Nähe, Stellung und Grösse fremder Gegenstände sind hierbei ebenfalls von Einfluss und können verschiedenartig verändernd auf das in jedem Einzelfalle sich ergebende Resultat hinwirken. Unter Beachtung der angedeuteten Umstände wird man sich aber immer überzeugen können, dass der Entscheid, welche der beiden zunächst gleichwerthigen Sprossseiten zur Oberseite sich ausbildet, davon abhängt, welche derselben die in der Beleuchtung begünstigte ist. Mit der bilateralen Organisation erlangt der Spross zugleich als eine hiermit innig verknüpfte Eigenthümlichkeit die Fähigkeit der transversalheliotropischen Bewegungen, die ihn nun allmählich gegen die Richtung stärkster Beleuchtung in diejenige Lage versetzen, in welcher die zur Oberseite bestimmte Sprossseite der intensivsten Lichtquelle ungefähr rechtwinklig zugekehrt ist. Dadurch kommt der Spross immer mehr in diejenigen Verhältnisse, welche die kräftigste Wirkung hinsichtlich der begonnenen bilateralen Ausbildung hervorbringen. Da in den meisten Fällen die Richtung stärkster Beleuchtung oder die Resultante aus den einzelnen Lichtstrahlen ungefähr mit der Lothlinie zusammenfällt, so wird das Sprossystem auch meistens ungefähr wagerechte Lage annehmen müssen. Ist die Beleuchtung stark einseitig, wie z. B. an der Aussenseite eines dichten Busches, so wird der Heliotropismus den Spross in ungefähr senkrechte, mit der Oberseite auswärts gekehrte Stellung versetzen. Wo dagegen bei Unterdrückung der Beleuchtung von oben her zwei entgegengesetzte Himmelsgegenden dem Sprosse einen gleichstarken oder nicht sehr verschiedenen Lichtgenuss gewähren, da wird der Spross bei ungefähr verticaler Stellung an keiner seiner beiden Seiten die unterschiedene Ausbildung einer Oberseite empfangen, sondern beiderseits intermediäre Zustände annehmen, mit geringer Zu- oder Abnahme der Ausbildung im Sinne einer Oberseite an einer seiner beiden Seiten je nach Maassgabe des etwas grösseren oder geringeren Beleuchtungsgrades derselben. Mit diesen theoretischen Forderungen sind denn auch die oben dargelegten Befunde durchweg im Einklange. Wir kommen daher zu dem Resultate, dass die bilaterale Organisation der flachen Sprosse von *Thuja occidentalis* wenn nicht ausschliesslich, so doch zum wesentlichsten Theile eine Wirkung des Lichtes ist.<sup>1)</sup>

1) Dagegen scheint die blosse Abplattung der Sprosse und die Verkürzung ihrer Internodien, von den anatomischen Verhältnissen ganz abgesehen, nicht durch äussere Kraftwirkungen hervorgebracht zu werden, sondern innere Gründe



Die unter den Phanerogamen bisher bekannten Fälle von durch fromde Kräfte hervorgebrachtem bilateralem Baue beruhen im Grunde nur auf einer einseitigen relativen Steigerung der Zelltheilungen und des Zellenwachsthumes innerhalb gleicher morphologischer Sphären. Das stärkere Dickewachsthum einer Seite des von der Verticale abgelenkten Stengels, die Erstarkung der Seitenglieder, Blätter wie Sprosse, an einer der beiden Seiten solcher Stengel, die Verlängerung der Blattstiele, die Vergrösserung der Blattflächen, die Vermehrung der Zahl der Abschnitte derselben bei getheilten Blättern, dies alles trägt nicht den Charakter von Bildungsgegensätzen, sondern nur den eines differenten Wachstumsgrades. In dem hier behandelten Falle tritt uns eine tief gehende Verschiedenheit in der Ausbildung der Gewebe an zwei entgegengesetzten Sprossseiten als Wirkung des Lichtes entgegen; er schliesst sich in dieser Hinsicht an das einzige bis jetzt hierfür bekannt gewesene Analogon, an *Marchantia polymorpha*, an. Aber bei *Thuja* ist dieser Effect des Lichtes wohl noch höher anzuschlagen, als bei jenem Lebermooslaube. Haben wir doch hier die vollkommenste und complicirteste Bilateralität, die überhaupt an Gliedern der höheren Gewächse vorkommen kann, und die genau dieselbe ist, wie an den bilateralen Blättern zahlreicher Phanerogamen. Insofern als sie zeigt, wie selbst dieser höchstdifferenzirte Bau zweier Seiten eines bilateralen Organes von fremden Kräften bedingt sein kann, steht *Thuja occidentalis* bis jetzt einzig da. Die einzelnen anatomischen Effecte, die wir hier als durch das Licht bedingte anerkennen müssen, sind, wenn wir aus Obigem kurz recapituliren, folgende: 1) die Anzahl der auszubildenden Spaltöffnungen, event. die gänzliche Unterdrückung derselben; 2) die Gestalt der Epidermiszellen, insofern sie auf den mit Spaltöffnungen besetzten Theilen eine andere ist als auf den spaltöffnungslosen, also insbesondere die Verhältnisse der Länge und Breite der Zellen, ihre reihenweise oder unregelmässige Anordnung, die Dicke ihrer Seitenwände; 3) der Grad der Cuticulabildung, die buckelförmigen Verdickungen der

zu haben, gewissermaassen eine nach Erzeugung einer Anzahl Internodien nothwendig eintretende Metamorphose zu sein. In dieser Beziehung pflichte ich den oben angeführten Einwänden bei, welche Sachs in diesem Punkte gegen Hofmeister geltend macht. Mir scheinen die Annahmen des letzteren hier nicht allenthalben den Thatsachen zu entsprechen. Denn man kann an *Thuja occidentalis* viele Auszweigungen von Flachsprossen auffinden, welche vollkommen vertical stehen, wie es andererseits auch isodiametrische Hauptsprosse giebt, welche in sehr schiefer Richtung wachsen.

Cuticula in der Nachbarschaft der Spaltöffnungen, die Wachsausscheidung; 4) Förderung und Unterdrückung des subepidermalen Sclerenchym; 5) die Form und Zahl der peripherischen Mesophyllzellen in ihren Verschiedenheiten an beiden Sprossseiten; 6) die Förderung und Hemmung der Bildung der Interzellularen im Mesophyll; 7) der grössere und geringere Gehalt an Chlorophyll. — Als weitere immer nur an den bilateralen Sprossen hervortretende und somit ebenfalls durch das Licht bedingte Eigenthümlichkeit wäre 8) noch der Transversalheliotropismus zu nennen. Beispiele dafür, dass fremde Kräfte Sprosse transversalheliotropisch machen können, derart, dass sie immer eine bestimmte Seite nach der Richtung stärkster Beleuchtung kehren, hatten wir bisher an der *Marchantia polymorpha* seit Mirbel, und an den horizontalen Sprossen der Edeltanne.<sup>1)</sup>

*Thuja occidentalis* ist vorläufig die einzige Phanerogame, bei welcher eine fremde Kraft eine auf differenter Gewebebildung beruhende Bilateralität von Sprossen bedingt. Ihr werden sich wahrscheinlich die übrigen Coniferen mit ganz demselben bilateralen Baue anschliessen, wie z. B. *Libocedrus*, und vermuthlich auch *Phyllocladus*, worüber ich jedoch keine Erfahrung habe. Ob es unter den Angiospermen hierhergehörige Fälle giebt, wäre zu untersuchen. Ich habe mich mit *Lemna polyrrhiza* und *L. minor* durch verkehrtes Auslegen des Laubes auf feuchten Schlamm vergeblich bemüht, an den neu austreibenden Sprossen eine Umkehr der Organisation hervorzurufen. Nur diejenigen Individuen bleiben hierbei am Leben, denen es nach einiger Zeit gelingt, durch transversalheliotropische Krümmungen ihre jungen Sprosse vom Substrate zu erheben und mehr und mehr rückwärts umzukippen. Unzweifelhaft analoge Fälle treten dagegen unter den Archegoniaten auf, und es scheint sogar, dass sie hier sehr verbreitet sind. Denn wenn das aus den Bulbillen erwachsene Laub der *Marchantia polymorpha* durch die einseitige Beleuchtung seine Bilateralität empfängt, so ist das Gleiche nicht nur für die Keimung vegetativer Brutorgane anderer Lebermoose höchst wahrscheinlich, sondern es scheint auch allgemein, bei den aus Sporen erzeugten bilateralen Lebermoosstämmchen, die hier ebenfalls aus einem Anfangs noch nicht bilateralen Gebilde hervorgehen, vermuthet werden zu dürfen. Von hohem Interesse muss es sein, Structurverhältnisse der grünen

1) Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. p. 22—30.

Sprosse, welche bestimmt an diejenigen von *Thuja occidentalis* erinnern, bereits in Gewächsklassen hervortreten zu sehen, welche den Coniferen nahe vorausgehen, wie dies z. B. bei den Selaginellen der Fall ist, und auch bereits unter den Lycopodien auftritt, wo wir an den fächerartig verzweigten und in eine Trichterfläche geordneten flachen Sprossen des *Lycopodium complanatum* eine sogar bis ins Detail mit der von *Thuja occidentalis* übereinstimmende Bilateralität beobachten (vergl. auch Hegelmeier: Zur Morphologie der Gattung *Lycopodium*. Bot. Zeitg. 1872. p. 818). Auch darin stimmt die genannte Pflanze mit *Thuja occidentalis* überein, dass die aufrechten Hauptsprosse regelmässigen Bau besitzen (von der Bilateralität des Fibrovasalsystemes abgesehen) und erst weiter oben die Bilateralität allmählich in dem Maasse in den Spross einzieht, als er schräg sich nach aussen neigend die eine Seite einer stärkeren Beleuchtung darbietet, wobei diese letztere die Eigenschaften der Oberseite annimmt. Es gewinnt dadurch die Vermuthung Raum, dass auch in diesem Falle das Licht diese morphologisch-anatomischen Differenzen beider Sprosseiten hervorruft. Wenn sich die hier für die Archegoniaten ausgesprochenen Vermuthungen in diesem Umfange bestätigen sollten, so scheinen bei den betreffenden Coniferen nur die letzten Nachklänge dieses organischen Verhältnisses in der Gewächsreihe aufzutreten.

Die Frage, wie das Licht die differente Organisation an den beiden gegen dasselbe in verschiedener Lage befindlichen Seiten eines Sprosses hervorbringt, ist durch die vorstehenden Untersuchungen nicht gelöst. Nur hinsichtlich der Art dieser Wirkungen gestatten die letzteren einige Schlüsse. Es ist kein Grund vorhanden, daran zu zweifeln, dass die Wirkung des Lichtes eine momentane ist, d. h. dass an beiden Sprosseiten die entgegengesetzten organischen Bildungsprocesse nur während der Zeit der ungleichen Beleuchtung sich vollziehen, dass eine Nachwirkung des Lichtes nicht besteht.<sup>1)</sup> Die Wirkung muss zweitens eine bis zu

1) Ich habe zwar gezeigt, dass an den horizontalen bilateralen Zweigen von *Pinus Picea*, *balsamea*, *canadensis* und *Taxus baccata* die Ober- und Unterblätter bereits im Knospenzustande zu dem verschiedenen Wachstumsmaasse prädestinirt werden, welches sie im entwickelten Zustande annehmen, indem schon im Knospenzustande umgewendete Sprosse ihre zu dieser Zeit noch gleich grossen Blätter bei der Entwicklung in denjenigen Grössenverhältnissen ausbilden, welche der früheren Lage entsprechen, und erst in der Folge diese Verhältnisse allmählich sich umkehren. (Bot. Zeitg. 1868. p. 879). Wenngleich aber hier der Effect der Einwirkung erst nach Schwinden der letzteren hervortritt, scheint mir doch

einem gewissen Grade localisirte sein, d. h. die einzelnen Stellen des sich entwickelnden Organes werden direct, unabhängig von den in gleichen Verhältnissen mit ihnen befindlichen benachbarten afficirt. Denn die Lichtwirkung entscheidet keineswegs für die Ausbildung jeder Seite in ihrer Totalität ausschliesslich nach dem einen oder dem anderen Typus: an einer und derselben Blattseite können die in zeitlicher Aufeinanderfolge zur Entwicklung kommenden Stücke nach entgegengesetzten Typen ausgebildet sein, wenn während dieser Perioden die Beleuchtungsverhältnisse entgegengesetzte waren, und es können beide gegenüberliegende Seiten einen sich nähernden Ausbildungstypus empfangen, wenn sie in ihrer Beleuchtung nicht erheblich von einander abwichen. — Wenn es gegenwärtig schon erlaubt ist, über das Wie dieser organisatorischen Lichtwirkung zu reden, so muss man der Erklärungsversuche gedenken, welche Hofmeister (Allgemeine Morphologie der Gewächse. p. 629 ff.) gegeben hat für das Zustandekommen derjenigen durch fremde Kraftwirkungen (Gravitation, Licht) hervorgebrachten Bilateralitäten, welche auf blosser Zunahme der organischen Substanz, auf einem gesteigerten Wachsthum einer der beiden Seiten des Pflanzentheiles beruhen. Dieser Forscher ist der Meinung, dass das geförderte oder geminderte Wachsthum an der dem Erdmittelpunkte zugekehrten Seite zum Horizonte geneigter Sprosse auf mechanische Weise zu erklären sei. Indem er nämlich davon ausgeht, dass Tropfen einer jeden Emulsion ins Wasser gebracht in demselben aufsteigen, wenn dieselbe dünnflüssig, und sinken, wenn sie dickflüssig ist, setzt er voraus, dass auch die von festen Zellmembranen umschlossene, Protoplasma genannte Emulsion dem gleichen physikalischen Gesetze gehorchend, bei Dünnflüssigkeit in dem oberen, bei Dickflüssigkeit in dem unteren Ende der Zelle sich anhäufen, beziehentlich bei strömendem Protoplasma länger verweilen müsse, wobei nur nicht recht hervorgehoben ist, wie in der Zelle der für die Erklärung wesentliche Gegensatz zwischen Flüssigkeit und darin schwebender specifisch leichteren oder schwereren Emulsion zu denken sei. Als weitere Prämisse dient die Annahme, dass durch eine Zellwand, an welcher sich mehr Protoplasma ansammelt, auch

---

auch hier die Annahme einer wahren Nachwirkung nicht gerechtfertigt zu sein. Denn unleugbar fällt die Vorbereitung zu der einstigen Ausbildungsform eines Pflanzentheiles immer in frühe Entwicklungsstadien, und dann sind natürlich auch in unserem Falle eben nur die letzteren für die fremde Kraftwirkung empfänglich.

mehr Theilchen desselben hindurchwandern, als durch eine solche, an welcher eine geringere Ansammlung desselben stattfindet. Die Folge sei, dass an einer Seite des Organes sich mehr Bildungstoffe anhäufen und dort zu einem stärkeren Wachsthum Veranlassung geben. Weiter wird nun vorausgesetzt, dass in den Zellen aller solcher Pflanzentheile, die an der unteren Seite Bildungsförderungen zeigen, das Protoplasma den für die hier einschlagenden Voraussetzungen erforderlichen Grad von Dickflüssigkeit, in den Zellen derer dagegen, die an der oberen Seite gefördertes Wachsthum annehmen, Dünflüssigkeit besitze. — Für die analogen Wirkungen des Lichtes bringt Hofmeister keinen ebensoweit auf die ersten Ursachen zurückgreifenden Erklärungsversuch; er begnügt sich hier mit der physikalisch nicht weiter erklärten Annahme, dass in Pflanzentheilen, in welche Bildungstoffe einwandern, das Licht in den von ihm vorzugsweise getroffenen Geweben relativ mehr feste Substanz anhäufe, und dass dieser Mehrgehalt dann ebenfalls zu einem geförderten Wachsthum an dieser Seite Veranlassung gebe (l. c. p. 630). Ob die allerdings unzweifelhafte lediglich quantitative Förderung der zellenbildenden Thätigkeit, insbesondere der Cellulosebildung durch das Licht hinreicht, um auch die tiefgehenden qualitativen Unterschiede der Gewebebildungen in unserem Falle zu erklären, bezweifle ich. Verschiedenheiten, welche sich auf den Zellenbau der Epidermis, auf das Vorhandensein oder Fehlen der Spaltöffnungen, auf die Ausbildung und Wachausscheidung der Cuticula, auf die Zellformen des Mesophylls etc. beziehen, auf mechanische Vorgänge, und sei es auch nur auf einen grösseren Gehalt an plastischen Stoffen in der einen Längshälfte des Pflanzentheiles zurückzuführen, daran ist so lange nicht zu denken, als überhaupt jene organischen Processe an sich nicht einmal in die nächsten einfacheren Vorgänge zerlegt sind. Etwas anderes wäre es, wenn es sich nachweisen liesse, dass in Pflanzentheilen die zu einer bilateralen Ausbildung der Gewebe bestimmt sind, irgend ein einfaches inneres Verhältniss, z. B. die Vertheilung von Stoffen, jedesmal den ganzen Plan der Differenzirung der Gewebe entschiede, und wenn es sich herausstellte, dass in denjenigen Pflanzentheilen, welche unabhängig von äusseren Einflüssen ihre bilaterale Ausbildung stets nach morphologisch bestimmten Richtungen orientiren, jenes unbekannte Verhältniss aus gewissen Gründen stets an einer bestimmten morphologischen Seite eintreten muss, dass aber bei denjenigen Pflanzentheilen, die ihre bilaterale Gewebebildung nach

äusseren Einwirkungen orientiren, jenes nämliche Verhältniss hier nothwendig durch diese äusseren Einwirkungen bestimmt wird. Welches aber auch der Schritt sein mag, den wir in dieser Frage zunächst noch vorwärts thun können, er wird meiner Ueberzeugung nach die Pflanze auch hier in ihrer activen Selbsthülfe uns erkennen lassen, er wird zu der Anerkennung führen, dass die Fähigkeit, nach dem Beleuchtungsgrade eine differente Organisation an den entgegengesetzten Seiten der der Assimilation dienenden Glieder anzunehmen, erst allmählich als eine zweckmässige erworben wurde, dass die Pflanze erst allmählich sich gewöhnte, hier des Beleuchtungsgrades als Maassstabes für die Ausbildung ihrer Gewebe in diesem oder jenem Sinne sich zu bedienen. Die *Thuja occidentalis* stammt sicherlich nicht von einer Pflanzenform ab, an welcher eine von äusseren Kräften unabhängige, unverändert nach bestimmten morphologischen Seiten orientirte Bilateralität bestand, sondern jedenfalls von einer noch nicht bilateralen, etwa der *Biota orientalis* vergleichbaren, welche nach und nach die gegen die Beleuchtung orientirte Bilateralität sich erwarb. Die aufrechten nicht bilateralen Hauptsprosse der *Thuja occidentalis* zeigen diese Urform noch heute.

Wir sind mit diesen Betrachtungen zu Fragen gekommen, auf die ich nur ein untergeordnetes Gewicht lege, weil sie uns schon von dem Gebiete der reinen Erfahrung ein Stück auf dasjenige der Speculation abführen. Unsere Aufgabe besteht vorerst weniger darin, derartige Wirkungen fremder Kräfte auf die Pflanze zu erklären, als darin, weitere hierhergehörige Fälle zu erforschen und zu sammeln. Je grösser die Zahl der uns bekannten Einzelercheinungen wird, die wir unter ein und dasselbe Naturgesetz bringen müssen, desto glücklicher werden wir dann bei der Erklärung des letzteren sein.

Leipzig, im Mai 1873.

## Erklärung der Abbildungen.

### Taf. XVI.

Fig. 1. Stück der Epidermis eines Blattes von einem regelmässigen Hauptspresse, zeigt die beiden Epidermiszellformen, die mehr prosenchymatische dickwandigere a, a, und die den spaltöffnungenführenden Bezirken eigene mehr parenchymatische dünnwandigere b bis b. Vergr. 300.

Fig. 2. Längshälfte eines Blattes von einem regelmässigen Hauptsprosse mit seinen sämtlichen Spaltöffnungen, und mit Andeutung der Lage und des Umfanges der spaltöffnungenführenden Bezirke. g die Oeldrüse. Vergr. c. 18.

Fig. 3. Stück eines bilateralen flachen Sprosses mit Marginal- und Facialblättern, von der Unterseite, um die Lage der Spaltöffnungsbezirke zu zeigen.

Fig. 4. Theil eines Querschnittes durch ein Facialblattinternodium eines bilateralen flachen Sprosses. p Pallisadengewebe der morphologischen Oberseite; sc die zwischen diesem und der Epidermis liegenden Sclerenchymzellen; s Schwammparenchym der Unterseite; g, g, g Gummizellen. Vergr. 200.

Fig. 5. Längshälfte desjenigen Facialblattes eines vor der Entwicklung der Knospen umgewendeten bilateralen Sprosses, welches der neuen Unterseite und dem 10. seit der Umwendung neugebildeten Internodium angehörte. Vergr. c. 90.

Fig. 6. Die beiden Hälften desjenigen Marginalblattes von einem vor der Knospenentwicklung umgewendeten Sprosse, welches dem dritten seit der Umwendung neugebildeten Internodium angehörte. A die neue Ober-, B die neue Unterseite. Das Areal, welches dem normalen Spaltöffnungsbezirke entspricht, ist durch punktierte Linien angedeutet. Vergr. c. 90.

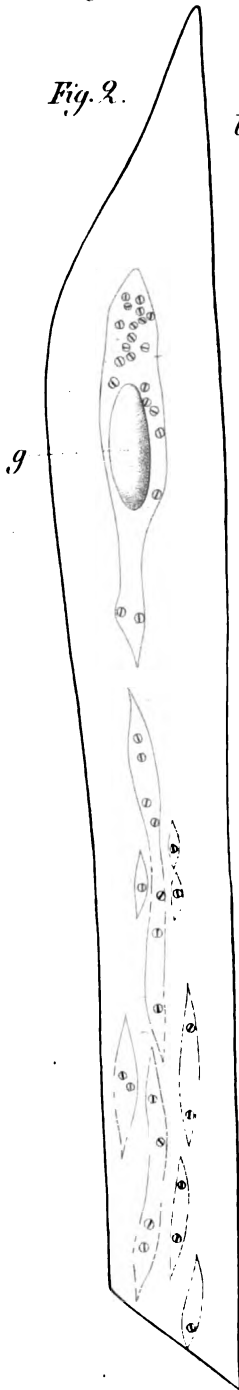
Fig. 7. Längshälfte desjenigen Facialblattes, welches auf das in Fig. 6 dargestellte Marginalblatt folgte und der neuen Unterseite angehörte. Die punktierte Linie bezeichnet die Ausdehnung, welche der normale Spaltöffnungsbezirk haben würde. Vergr. c. 90.

Fig. 8. Die beiden Hälften desjenigen Marginalblattes von einem nach dem Beginne der Knospenentwicklung umgewendeten Sprosse, welches dem 11. der in der diesjährigen Periode, dem 7. der seit Umwendung des Sprosses erzeugten Internodien angehörte. A die neue Ober-, B die neue Unterseite. Das den normalen Spaltöffnungsbezirken entsprechende Areal ist durch punktierte Linien angedeutet. Vergr. c. 90.



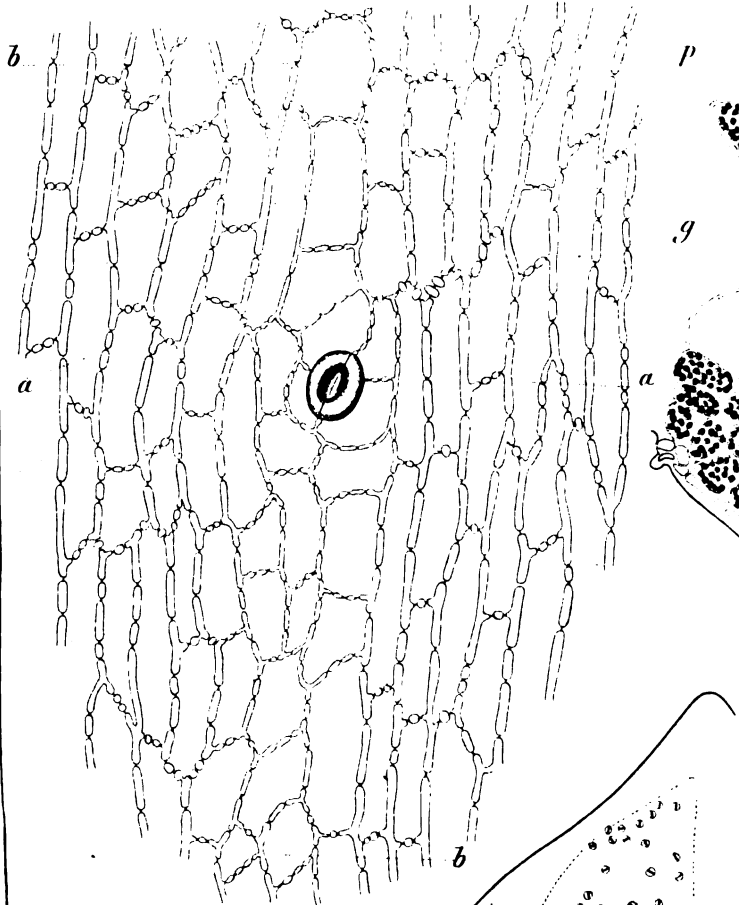


*Fig. 2.*



*B. Frank ad nat. del.*

*Fig. 1.*



*Fig. 3.*



*Fig. 5.*

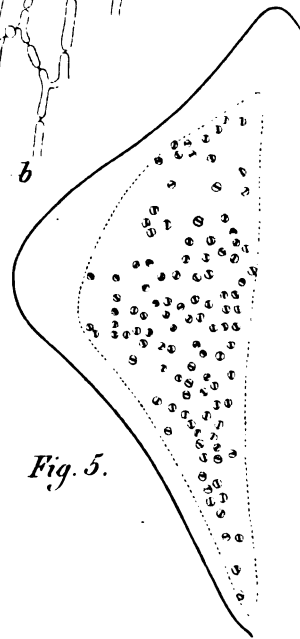


Fig. 4.

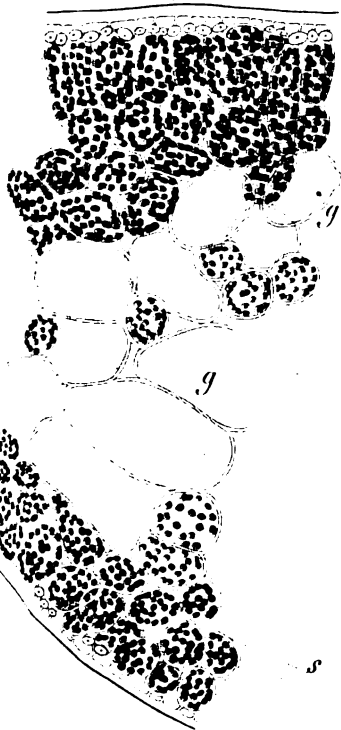


Fig. 6.

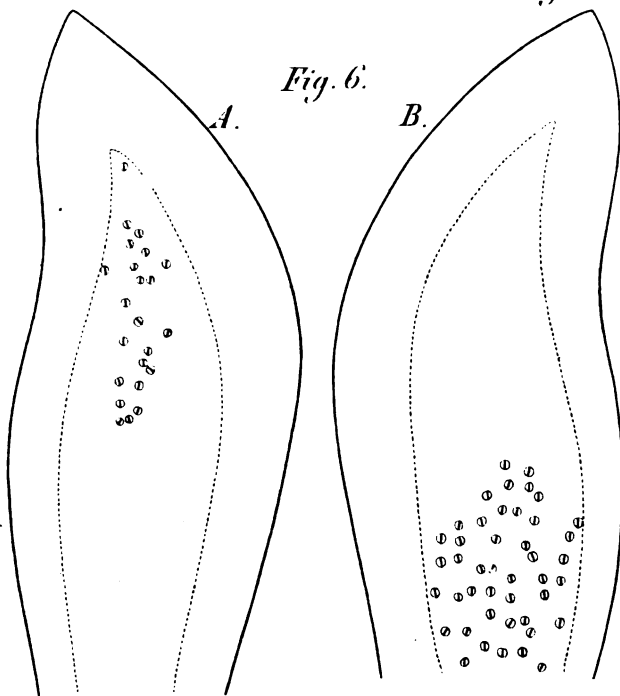


Fig. 8.

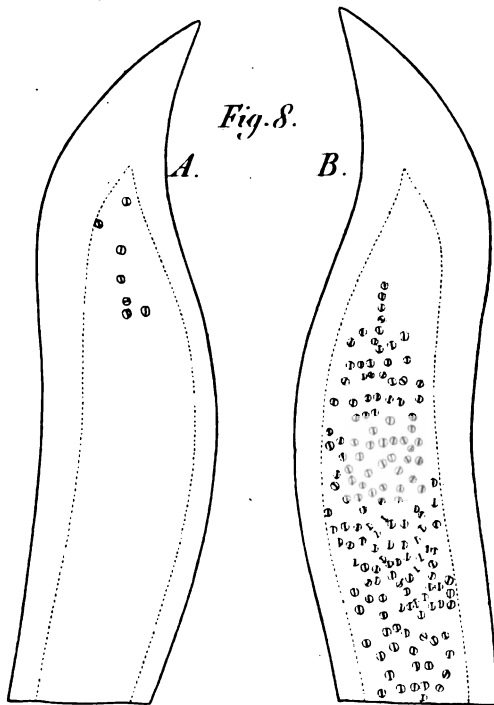
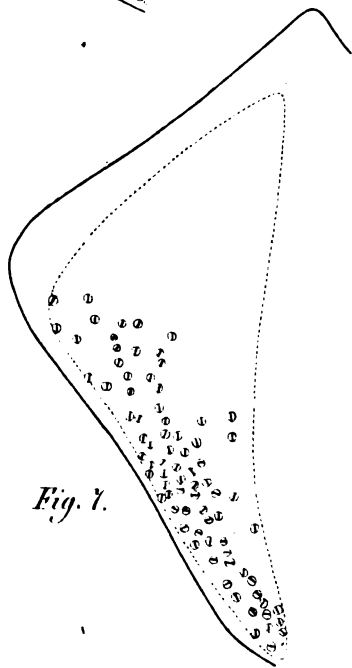


Fig. 7.



Lith. von Lauer.



# Weitere Nachträge zur Morphologie und Systematik der Saprolegnieen.

Von

N. Pringsheim.

---

Seit meinem letzten Aufsätze über die Saprolegnieen vom Jahre 1857 habe ich mancherlei Erfahrungen über diese Familie gesammelt, die meine früheren Ansichten theils erweitert, theils geklärt haben und ich hatte die Absicht nach und nach dies gesammelte Material zu vervollständigen und in einer möglichst umfassenden Monographie der Familie zusammenzustellen. —

Inzwischen haben namentlich in den letzten Jahren verschiedene Veröffentlichungen über die Saprolegnieen stattgefunden, die mit meinen Erfahrungen über die Entwicklungsvorgänge bei dieser Familie nicht ganz übereinstimmen und die auch in Bezug auf den systematischen Theil der Aufgabe eine andere Richtung verfolgen, als diejenige, die ich für geboten halte. —

Dies veranlasst mich, die Resultate meiner Untersuchungen schon jetzt in der nachfolgenden noch unvollendeten Form bekannt zu machen.

Ich trenne hierbei, soviel als thunlich, die morphologischen und systematischen Fragen und theile dem entsprechend meinen Aufsatz in die drei gesonderten Abschnitte:

- I. Ueber Parthenogenesis bei den Saprolegnieen.
  - II. Ueber die Bedeutung der hellen Stellen im Protoplasma der Oogonien und über den Modus des Befruchtungsactes, bei Saprolegnia und Achlya.
  - III. Ueber Dictiuchus Leitg. und Diplanes Leitg. und die generische und specifische Abgrenzung der Saprolegnieen-Formen überhaupt.
-

# I. Ueber Parthenogenesis bei den Saprolegnieen.

Diejenigen Formen der Saprolegnieen, deren Oogonien keine Nebenäste besitzen, waren, seitdem man die Function der Nebenäste bei den anderen Formen kennt, wiederholt der Gegenstand eingehender Untersuchungen. —

Der Befruchtungsvorgang dieser Formen schien offenbar eine auffallende Abweichung zu verbergen. Allein die Spuren, auf welche die Analogie verwandter Fälle hinwies, führten nirgends zu einem positiven Ergebnisse über den hier vorausgesetzten Befruchtungsact. —

Bei diesem Mangel jeder directen Erfahrung über denselben hatte ich im Anschluss an meine ersten Arbeiten über das Geschlecht der Algen früher vermuthungsweise die Samenkörper dieser Formen in kleinen, ihrer Function nach unbekannten Schwärmzellen gesucht, deren Entwicklung im Inneren der Saprolegnieen-Fäden ich in mehreren Formen beobachten und nachweisen konnte. —

Wie sich später ergab, gehörten jene Schwärmzellen jedoch parasitischen Organismen an, die in gewissen Fällen äusserst täuschende und auch bis heute noch nicht genügend aufgeklärte Zustände annehmen.<sup>1)</sup>

1) Es wäre überflüssig die Gründe hier nochmals anzuführen, welche mich und Andere mit mir vor mehr als 16 Jahren veranlasst haben, diese Bildungen und die ihnen ähnlichen bei den Sphacelarieen für der Nährpflanze zugehörige Organe zu halten. Alles was sich für diese Ansicht geltend machen liess und auch dasjenige, was für ihren Parasitismus — eine Vorstellung, die ja damals schon gleichzeitig auftauchte — sprechen konnte, glaube ich den damaligen Kenntnissen entsprechend gewissenhaft dargelegt zu haben (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II.). Sobald ihr Parasitismus erkannt ist, gehört ihre Entwicklungsgeschichte nicht mehr in die Darstellung der Entwicklungsvorgänge der Saprolegnieen und verlangt eine gesonderte Behandlung. Ich will daher an dieser Stelle nur folgende, vorläufige kurze Bemerkungen über diese Körper hinzufügen.

Bei den Sphacelarieen wurden die Zweifel über ihren Werth als Samenkörper schon früher ausgesprochen (von Thuret in: *Lé Jolis Liste des Algues marines de Cherbourg*. p. 22) und auch von mir getheilt und nach und nach mehrten sich die Erfahrungen, die die Gründe für meine Annahme immer mehr abschwächten und meine frühere Ueberzeugung, die ich schon längst aufgegeben habe, auch in Bezug auf die bei den Saprolegnieen auftretenden Bildungen wankend machten. So lange ich jedoch das richtige Verhältniss bei den Saprolegnieen nicht aufzudecken vermochte und auch nicht im Stande war die Entwicklungsgeschichte der fraglichen Parasiten festzustellen, schien es mir unnöthig auf den Gegenstand zurückzukommen.

Das Erstere geschieht nun in diesem Aufsätze; was aber den zweiten Punkt betrifft, so bemerke ich nur kurz, dass die specielle Kenntniss jener fraglichen

Cornu hat diesen Punkt neuerdings sehr weitläufig besprochen, gelangt aber schliesslich — was die Saprolegnieen ohne Nebenäste betrifft — wieder zu der Annahme, dass ihre Samenkörper, ähnlich, wie ich dies bei den Oedogonieen nachgewiesen habe, von einer kleineren Form der gewöhnlichen Schwärmsporen gebildet werden, deren Mutterzellen unter den Zosporangien dieser Formen versteckt sein sollen.<sup>1)</sup>

Er stützt sich bei dieser Annahme auf die Analogie seiner neuen Gattung *Monoblepharis* und auf dieselben Erscheinungen an den Parasiten der Saprolegnieen auch noch heute ganz dieselben Lücken aufweist, die ihre richtige Deutung mir vor 16 Jahren erschwert haben. Ueber ihre Entwicklung ist kaum mehr bekannt, als ich selbst schon damals zu geben im Stande war und namentlich erwähne ich, dass die neueste Darstellung derselben von Cornu, die mit so grossem Selbstbewusstsein über die älteren Arbeiten abspricht, thatsächlich sehr wenig wesentlich Neues zur Entwicklungsgeschichte dieser Körper hinzufügt und hierin in manchen Punkten unvollständiger bleibt, als meine eigene vor 16 Jahren. — Denn — und dies mag dem Tone der Cornu'schen Arbeit gegenüber gestattet sein hier auszuführen — die Coexistenz der Stachelkörper mit den glatten Mutterzellen der kleinen Schwärmer haben Cienkowsky (Bot. Zeitg. 1855. p. 801) und ich (a. a. O.) bereits angegeben und gezeichnet. Ihren Werth als Parasiten habe ich dort selbst mit Nachdruck betont. Cornu's Verdienst besteht darin, diese Stachelkörper häufiger getroffen zu haben und zwar bei allen jenen drei Formen von Parasiten, die ich schon damals nach ihrer Entwicklung genau unterschieden habe und die Cornu jetzt genau wieder in derselben Begrenzung, wie ich damals, mit Gattungsnamen belegt.

Allein diejenigen Punkte, welche für die Bedeutung der fraglichen kleinen Schwärmer allein von Wichtigkeit sind: 1) der Beweis, dass sie wirklich Schwärmsporen sind; 2) ihr genetischer Zusammenhang mit den Stachelkörpern; 3) die Keimung der Stachelkörper selbst und 4) die Art wie und der Ort, wo die fraglichen Parasiten in die Pflanze eindringen: alle diese entscheidenden Punkte, die ihre ganze noch unbekannte Entwicklungsgeschichte ausmachen und über ihre Bedeutung endgültig entscheiden werden, sind heute noch immer nicht aufgeklärt; ebensowenig wie die einzelnen, sonderbaren Vorgänge bei der Entwicklung der kleinen Schwärmer selbst, auf die ich damals schon aufmerksam gemacht habe.

Wenn trotz aller dieser Lücken die richtigere Auffassung dieser Körper jetzt auf geringere Schwierigkeiten stösst, als damals, so liegt der Grund hiervon — was ich zur gerechten Beurtheilung der Untersuchungen dieser Körper hier noch betonen will — durchaus nicht in dem, was wir jetzt etwa über diese besonderen Körper mehr wissen, sondern wesentlich nur in dem allgemeinen Fortschritt, welchen seitdem die Kenntniss der Cellularparasiten überhaupt genommen hat; in den zahlreichen, anderweitigen Erfahrungen nämlich über die weite Verbreitung ähnlicher parasitischer Organismen im Pflanzenreiche, über die verschiedenen Arten ihres Eindringens in die Nährpflanze und über den Reichthum ihrer Formen. Diese an anderen ähnlichen Parasiten erlangten Kenntnisse gestatten jetzt eine Uebertragung auf die fraglichen Körper, die damals noch unstatthaft erschien. —

1) Ann. d. sc. natur. 5. série t. XV. p. 93 etc.

Oogonien, die mich selbst zu jener Zeit, als kaum die ersten Erfahrungen über die Befruchtung der niedrigsten Cryptogamen vorlagen, die Existenz von Samenkörpern hier voraussetzen liessen. — Allein diese Annahme ist nicht richtig und das Problem der Saprolegnien ohne Nebenäste löst sich in anderer und einfacherer Weise.

Die wenigen Saprolegnien, um die es sich hier handelt, bilden nämlich, wie ich in Folgendem nachweisen werde, nicht besondere, specifisch selbständige Arten, sondern sind nur parthenogenetische Formen der Arten mit Nebenästen.

Die Möglichkeit, dass hier ein Fall von Parthenogenesis vorliege, erwähnte ich bereits in meinem ersten Aufsätze über die Befruchtung der Saprolegnien;<sup>1)</sup> doch gelang es mir erst nach und nach, die sicheren Anhaltspunkte zu gewinnen, welche jener Annahme eine bestimmtere Gestalt gegeben haben.

Betrachten wir zuerst die zur Gattung *Saprolegnia* gerechneten Arten, welche vielsporige und durchlöcherzte Oogonien besitzen.

Die hierher gehörigen Formen werden — abgesehen von noch unwesentlicheren, inconstanten Grössen- und Formenabweichungen, die noch später ihre Besprechung finden sollen — dadurch unterschieden, dass die einen Nebenäste besitzen — so die Formen der *Saprolegnia monoica*, während die anderen keine Nebenäste haben — so die mehrfach von den Autoren als *Saprolegnia ferax*, *dioica* u. s. w. beschriebenen Formen.

Nun giebt es allerdings ganze Rasen dieser Saprolegnien, in welchen es auch bei eifrigem Nachsuchen kaum gelingt, hier und da einen Nebenast oder Spuren von ansitzenden Antheridien aufzufinden und wiederum andere, wo jedes Oogonium reichlich mit Nebenästen versehen scheint. Allein wenn man zahlreiche Rasen genauer durchmustert und die Pflanzen unter wechselnden Verhältnissen andauernd cultivirt, so überzeugt man sich, dass in der That kein absoluter Unterschied zwischen diesen beiden Formenreihen existirt und dass sie eigentlich nur in der relativen Häufigkeit der Nebenäste von einander abweichen, insofern diese bei der einen Form äusserst zahlreich und fast an jedem einzelnen Oogonium vorhanden, bei anderen Formen mehr zurücktretend, schon an vielen Oogonien fehlen und bei noch anderen endlich fast völlig abortiren. Die äussersten Glieder

---

1) Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. I. Seite 296.

der Reihen werden daher durch zahlreiche Mittelformen verbunden, bei welchen neben Oogonien mit Nebenästen auch solche ohne Nebenäste und sogar häufig genug an ein und demselben Faden auftreten. Einen solchen Fall habe ich selbst bereits früher abgebildet.<sup>1)</sup>

Die Formen mit und ohne Nebenäste gehören daher ohne Zweifel derselben Species an und es liegt hier demnach nur das der Polygamie bei Phanerogamen und Moosen verwandte Verhältniss vor, wonach bei derselben Species neben monöcischen auch rein weibliche Formen, getrennt und gemischt mit einander, auftreten; auch scheint übrigens hier und da durch Hinzutreten der Diöcie die Mannigfaltigkeit der Geschlechtsvertheilungen bei diesen Saprolegnien noch gesteigert zu werden. Allein mit der Unterdrückung der männlichen Geschlechtsorgane ist hier gleichzeitig auch ein Fall von Parthenogenesis verbunden; denn die Oosporen bilden sich, reifen und keimen in normaler Weise auch in den Oogonien ohne Nebenäste, sowohl bei den rein weiblichen, als auch bei den gemischten Formen. Unter dem alten Namen *Saprolegnia ferax* fasse ich daher jetzt alle beschriebenen Formen von Saprolegnien mit polysporischen und durchlöcherten Oogonien zusammen ohne Rücksicht auf das Vorkommen und die Beschaffenheit der männlichen Organe; zunächst also namentlich die als *Saprolegnia monoica* und *dioica* beschriebenen Formen.<sup>2)</sup> —

Gegen die Existenz der Parthenogenesis liesse sich bei dieser *Saprolegnia ferax* nur noch die Annahme festhalten, dass der Befruchtungsact an derselben Species in zwei abweichenden Normen ausgeführt werden könnte und zwar in diesem Falle einmal durch die Nebenäste und ihre Befruchtungsschläuche, das andere Mal in einer noch unbekannten Weise, etwa durch Spermatozoiden oder kleinere Zoosporen, die durch die Oeffnungen der Oogonien-Membran eintreten. Bei der Existenz dieser Oeffnungen lässt sich allerdings die Möglichkeit dieser an sich gewiss ganz unwahrscheinlichen Hypothese von vorn herein nicht absolut negiren. Ich bemerke jedoch,

1) Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. II. Taf. XXII. Fig. 6.

2) Es scheint in der That, dass es nur eine einzige Species von *Saprolegnia* *Oogonii polysporis et perforatis* giebt, wenigstens habe ich bisher constante Speciesunterschiede unter diesen nicht finden können. Die *Saprolegnia spiralis* Cornu (a. a. O. Seite 10) ist sicher nur eine inconstante Varietät der *S. ferax*. Die Grössenverhältnisse, so sehr sie in den verschiedenen Formen variiren, können gleichfalls kaum untergeordnete Formen der Art bestimmen.



dass ich trotz vielfacher, auf diesen Punkt gerichteten Bemühungen, niemals einen Vorgang habe auffinden können, der diese gewagte Annahme unterstützt hätte.

Unsichere Spuren einer vielleicht vorhandenen Dimorphie der Schwärmsporen, die ich schon seit meinen ersten Beobachtungen kenne, deuten bei den Saprolegnieen, worüber später noch Näheres folgen soll, eher auf Beziehungen zu den in einem älteren Aufsätze von mir besprochenen Zwergmännchen hin. Auch die zahlreichen Zoosporen-Hüllen, die man häufig wie an anderen Stellen, so auch in der Nähe der Oogonien vorfindet, gehören, soweit mühsame und vielfach wiederholte Beobachtungen lehren, ausgeschlüpfte und keimenden, aber nicht in die Oogonien eindringenden Zoosporen an. Ferner werde ich weiter unten zeigen, dass die Löcher in der Oogonium-Membran gar nicht den Werth von Eintrittsstellen für Samenkörper besitzen, sondern eine ganz andere morphologische Bedeutung haben. Ihre Existenz lässt daher nicht nothwendig auf durch sie eindringende Spermatozoiden schliessen.

Dafür sprechen die verschiedensten Vorkommnisse.

So konnte ich seit vielen Jahren unter den Saprolegnien mit vielsporigen und durchlöcherten Oogonien eine Form, die gar keine Nebenäste besitzt, die aber unmittelbar unter dem Oogonium eine Zelle bildet, die das Antheridium der Nebenäste vertritt (XVIII, 9. 10).

Diese unterständigen Antheridien treiben durch die Zwischenwand ihre Befruchtungsschläuche in die Oogonien und zwischen die Oosporen hinein.<sup>1)</sup> Hier sind die zahlreichen Oeffnungen, welche die Oogonien an ihrer freien Oberfläche zeigen, unzweifelhaft ohne jede unmittelbar functionelle Bedeutung, da seitliche Antheridien fehlen und hier wohl Niemand neben den hypogynischen Antheridien noch einen differenten Befruchtungsact durch die seitlichen Oeffnungen annehmen wird. Nicht viel anders liegt aber das Verhältniss in den zahlreichen Fällen, in welchen derselbe Schlauch bei *Saprolegnia ferax* gleichzeitig Oogonien mit und Oogonien ohne Nebenäste trägt.

---

1) Diese noch unbeschriebene Form halte ich gleichfalls nur für eine Nebenform der *Saprolegnia ferax*, die als *S. ferax* var. *hypogyna* bezeichnet werden mag. In Form und Stellung wichen die Oogonien dieser *Saprolegnia* etwas von der gewöhnlichen *S. ferax* ab; die Oogonien sassen nicht an kürzeren Stielen, sondern an dem Ende längerer Zweige, welche sich oft unmittelbar vor dem Ende scheinbar dichotomisch verzweigend zwei Oogonien trugen; auch war die Form der Oogonien fast durchweg kolbenförmig, während die der *S. ferax* meist kugelig ist.

Es giebt ferner bei dieser *Saprolegnia* auch Oogonien, die von anderen Schläuchen, in denen sie stecken, dicht umhüllt werden (XVIII, 5). Es sind dies solche, die an durchwachsenden Fäden in ähnlicher Weise, wie die durchwachsenden Sporangien entstehen. Hier ist der Zutritt etwa vorhandener Samenkörper zu den verhüllten Oeffnungen äusserst erschwert, in manchen Fällen fast unmöglich und dennoch entstehen und reifen die Oosporen dieser verhüllten Oogonien in ganz normaler Weise.

Ganz unzweifelhafte Fälle der Parthenogenesis liefern aber endlich eine Reihe noch unbekannter Formen von polysporischen Saprolegnien, die der *Achlya polyandra* angehören.

Das gleiche Verhältniss der Geschlechtsvertheilung, welches, wie ich oben nachwies, die Formen der *Saprolegnia ferax* und *monoica* verbindet, wiederholt sich nämlich auch in der zur *Achlya polyandra* gehörigen Formengruppe.

Die Form dieser Species, welche Hildebrand beschrieb, zeichnet sich durch das reiche Auftreten der Nebenäste aus. Bei anderen Formen — die nach meinen Erfahrungen über Variabilität in dieser Familie offenbar zur *Achlya polyandra* gehören — treten die Nebenäste der Zahl nach schon auffallend zurück (z. B. XVII; XVIII, 1. 3.); bei noch anderen scheinen sie ganz unterdrückt. Alle diese *Achlya*-Formen stimmen aber darin überein, dass sie vielporige Oogonien mit glatten, nicht durchlöcherten, Membranen besitzen (XVII; XVIII, 1—4). In vielen Fällen legen sich an diese undurchlöcherten Oogonien, die keine Nebenäste besitzen, noch fremde Antheridien an (XVIII, 1a; XVII, 2), auf deren Ursprung weiter unten ausführlicher eingegangen werden soll, allein in anderen Fällen wieder zeigen in manchen Rasen fast sämtliche Oogonien durchweg oder doch eine grosse Anzahl derselben gar keine wahrnehmbaren Spuren anliegender Antheridien und eindringender Befruchtungsschläuche (XVII, 1. 3. 4. 5; XVIII, 3). Nichtsdestoweniger erfolgt auch in diesen männerlosen und undurchlöcher-ten Oogonien die Bildung der Oosporen in der gewöhnlichen normalen Weise.

Manche dürften geneigt sein die hier besprochenen, noch unbeschriebenen Formen der *Achlya polyandra* nicht als Varietäten dieser Art, sondern als besondere Species zu betrachten. Einzelne Unterscheidungsmerkmale sind natürlich vorhanden: so in der Anordnung der Oogoniumstände, in der Länge und Richtung der Oogoniumstiele, in dem Auftreten interstitieller Oogonien unterhalb der Spitze

des Schlauches, die daher gleichsam von dem Ende des Schlauches gekrönt erscheinen (XVII, 3); ferner in relativen Grössen- und Formenabweichungen der Oogonien desselben Oogoniumstandes, welche gewisse Oogoniumstände zu characterisiren scheinen; allein alle diese Charaktere sind zwar hier und da in einem oder dem anderen Rasen nahezu beständig, dagegen erweisen sie sich bei einer nur einigermaassen umfassenderen Vergleichung verschiedener Rasen und ebenso bei vorsichtigen Culturversuchen durchaus inconstant und in einander übergehend.

Uebrigens ist es für die hier vorliegende Frage nach der Parthenogenesis der Saprolegnieen gleichgültig, ob man diese mehr oder weniger rein weiblichen Formen der *Achlya polyandra* als besondere Species auffassen will oder nicht. Es genügt hierfür der Nachweis der Existenz undurchlöcherter und männerloser Oogonien, deren Oosporen reifen und keimen.

Die Thatsache selbst wird nicht wohl in Abrede gestellt werden können und es bleibt daher nur noch übrig die näheren Umstände, unter welchen sie hier in die Erscheinung tritt, genauer festzustellen und einige analoge Fälle bei verwandten Cryptogamen anzuschliessen.

Die vollkommene Uebereinstimmung der Organe und die Uebersichtlichkeit des Vorganges lassen keinen Zweifel an der morphologischen Identität der Oogonien mit und ohne Nebenäste aufkommen (XVIII, 1. 3). In beiden Fällen haben sie den Werth wahrer, weiblicher Fortpflanzungsorgane.

Ebensowenig kann ein ursprünglicher Unterschied zwischen den ohne Befruchtung entwicklungsfähigen und den befruchteten Keimen angenommen werden. Bei beiden scheinen die anatomischen und chemischen Charaktere der Membran und des Inhaltes, sowie die Umwandlungen, die sie später erfahren, auf allen Entwicklungszuständen der Oospore dieselben.

Es wäre überflüssig dies für jede einzelne Eigenschaft der Spore zu constatiren. Ein Punkt jedoch mag hier noch besonders hervorgehoben sein. Die Oosporen von *Saprolegnia* und *Achlya*, wie auch von anderen Saprolegnieen, zeigen einen excentrischen, runden oder ovalen, kleinen, vacuolen-artigen Fleck, der von einer Unterbrechung des körnerhaltigen peripherischen Protoplasma herührt — in den meisten Figuren, namentlich XVII, 1. 5 u. s. w., sichtbar —. Dieser Fleck, der weder der Zellkern der Spore ist, noch eine Beziehung zu ihrer späteren Keimung zeigt, findet sich

sowohl bei den parthenogenetischen, als bei den der Befruchtung unterliegenden Sporen und erhält sich bei beiden von dem Beginne ihrer vollendeten Abgrenzung aus dem Protoplasma an bis zum Eintritt der Erscheinungen, welche die Keimung einleiten. Sein Bestehen über die Zeit der Befruchtung bei den befruchteten Oosporen hinaus erschwert seine etwaige Deutung als Befruchtungs- oder Empfängnisfleck, da dieser in anderen Fällen wenigstens nach der Befruchtung verschwindet.

Zu dieser Uebereinstimmung der äusseren Merkmale treten als weitere Bestätigung für die ursprüngliche Identität der parthenogenetischen und der später befruchteten Keime noch die Erscheinungen hinzu, die sich an den der Diöcie zuneigenden Formen bei dem Befruchtungsvorgange selbst beobachten lassen.

Wie bereits angedeutet finden sich sowohl in der zur *Saprolegnia ferax*, als auch in der zur *Achlya polyandra* gehörigen Formengruppe Pflanzen, bei welchen neben wahren Nebenästen der Oogonien oder in Fällen, wo diese fehlen, Antheridien auftreten, die nicht nachweisbar von Oogonial-Nebenästen abstammen und häufig die Enden eigenthümlicher männlicher Aeste bilden, die von besonderen zwischen den weiblichen Pflanzen auftretenden Schläuchen abzweigen<sup>1)</sup> (XVIII, 1a).

Bei der Betrachtung der Art und Weise, wie sich diese selbstständigeren männlichen Aeste an die Oogonien anlegen, lässt es sich nicht verkennen, dass nur zufällige Umstände die Annäherung der männlichen Aeste an die Oogonien bestimmen. Dass hierbei mancherlei erleichternde Umstände mitwirken können, ist möglich; allein gewiss ist, dass keinerlei präexistirenden Verschiedenheiten der Oogonien selbst die Auswahl der einen und die Vermeidung der anderen veranlassen. So geben die Beobachtungen nach keiner Richtung hin einen Anhalt für die Voraussetzung einer ursprünglichen Differenz der weiblichen Keime und der sie bereitenden Organe. Es ist selbstverständlich, dass später nach der Befruchtung eine solche vorhanden sein muss zwischen den befruchteten und den unbefruchtet gebliebenen Oosporen; allein sie lässt sich in den der Beobachtung unmittelbar zugänglichen, anatomischen Charakteren später nicht nachweisen. —

---

1) Ueber diese verschiedenen Formen der männlichen Aeste, die bei derselben Species auftreten können, vergleiche man das Nähere in dem dritten Theile dieses Aufsatzes.

Ob Unterschiede, wie sie bei Thieren zwischen den Beziehungen der parthenogenetischen und sexuellen Entwicklung zu den Geschlechtern hervortreten, sich auch hier geltend machen, ist im vorliegenden Falle äusserst schwer zu entscheiden, da bei der Keimung direct oder indirect nur Schwärmsporen-Generationen erzeugt werden.

Mit grösserer Bestimmtheit lassen ich dagegen einige andere Beziehungen feststellen.

Es ist sicher, dass die parthenogenetischen Oosporen früher keimen, als die befruchteten. Die normale Dauer ihrer Ruhepause ist zwar an sich eine sehr verschiedene, sie beträgt im Durchschnitt bei *Saprolegnia ferax* mindestens etwa 8—10 Wochen; allein sie ist doch bedeutend kürzer als die der befruchteten Oosporen, von welchen nach 2—3 Monaten erst einzelne zu keimen anfangen. — Hin und wieder sieht man einzelne parthenogenetische Oosporen bei *Saprolegnia ferax* und *Achlya polyandra* sogar ohne jede eigentliche Ruhepause kurz nach ihrer Bildung keimen. Sie verhalten sich hierin also ganz wie beliebige abgegrenzte Schlauchstücke — z. B. die später näher zu besprechenden Dauersporangien (XXII, 4. 5.) — die unmittelbar nach ihrem Abschluss Schläuche entwickeln und keimen können. Aehnliche frühzeitige Keimungen finden nun niemals bei befruchteten Oosporen statt.

In Bezug auf die Vorgänge bei der Keimung weichen nach meinen neueren Beobachtungen, die weiter unten näher dargelegt werden sollen, parthenogenetische und befruchtete Oosporen nicht von einander ab. Die älteren Keimungsbeobachtungen können zur Entscheidung dieser Frage, die früher nicht vorlag, nur wenig beitragen. —

Eine andere Beziehung der Parthenogenesis zu der Entwicklung der Pflanze tritt bei länger fortgesetzten Culturversuchen hervor.

Es werden nämlich die aus einander erzeugten Generationen sowohl bei *Saprolegnia ferax* als bei *Achlya polyandra* kleiner und zugleich reducirt sich in den auf einander folgenden Generationen die Zahl der männlichen Aeste fortschreitend bis zur gänzlichen Unterdrückung und so gehen die an Nebenästen reichen, monöcischen Formen der *Saprolegnia ferax* — die sogenannte *Saprolegnia monoica* — und der *Achlya polyandra* nach und nach in gemischte und rein weibliche Formen über. Bei *Achlya racemosa* werden die späteren Generationen zwar auch kleiner und ihre Oogonien

an Oosporen ärmer, allein es ist mir bisher nicht gelungen bei dieser Art rein weibliche Formen zu erziehen.

Die Existenz der Parthenogenesis bei Cryptogamen ist bisher nur für *Chara crinita* als erwiesen zu betrachten. Auf zweifelhafte Fälle bei Conjugaten und diöcischen Moosen, die genauerer Untersuchung bedürfen, hat A. Braun in seinem Aufsätze über Polyembryonie und Keimung von *Caelebogyne illicifolia* aufmerksam gemacht.<sup>1)</sup> An diese reihen sich die Vorkommnisse bei den Zygomyceten, die zur Aufstellung der Gattung „*Azygites*“ geführt haben, unmittelbar an. Einige Fälle, bei welchen bisher die Männchen zu den zugehörigen weiblichen Pflanzen nicht aufgefunden wurden, möchten sich vielleicht bei näherer Untersuchung, wie im vorliegenden Falle bei den Saprolegnien und Achlyen, auf die spezifische Zugehörigkeit der weiblichen Formen zu bekannten Arten mit vollständigen Geschlechtsorganen zurückführen lassen. — Allein die natürliche Auffassung der Parthenogenesis als eine Uebergangsform von der geschlechtslosen zur geschlechtlichen Zeugung unterstützt nicht bloss die Annahme ihres verbreiteteren Vorkommens unter den niederen Gewächsen, sondern muss zugleich auch die Frage anregen, ob nicht unter diesen niederen Gewächsen eine Parthenogenesis für sich allein noch ohne begleitende sexuelle Zeugung vorkommt, oder mit anderen Worten, ob nicht auf dieser niederen Stufe organischer Entwicklung bei gewissen Arten nur weibliche Pflanzen noch ganz ohne zugehörige Männchen oder männliche Organe existiren. Es scheint mir diese Ansicht durch die unverkennbare Identität scheinbar ungeschlechtlicher Vermehrungsorgane mit den nachweisbar weiblichen Fortpflanzungsorganen nahe verwandter Gattungen sich in gewissen Fällen, in welchen man bisher den Sexualact vergeblich gesucht hat, thatsächlich begründen zu lassen.

Vielleicht ist die *Spirogyra mirabilis* Hassal — vorausgesetzt dass ihre ohne Copulation gebildeten Sporen überhaupt keimen — wirklich eine besondere Species, bei welcher die Copulation überhaupt nicht vorkommt, und nicht bloss die parthenogenetische Form einer sich copulirenden Art. Hierfür sprechen die bekannten Vorgänge der Sporenbildung bei den Diatomeen-Gattungen *Cyclotella*, *Orthosira*, *Melosira*, die in ihrem unmittelbaren Anschlusse an die Copulationserscheinungen der anderen Diatomeen kaum anders, denn als rein parthenogenetische Arten anzusehen sind. Eine

1) Abhandl. d. K. Acad. d. Wiss. zu Berlin 1859. pg. 201 u. f.

etwaige Auffindung zu ihnen specifisch zugehöriger, copulirender Formen wird hier wohl Niemand voraussetzen.

Hierher gehören ferner vielleicht auch einzelne jener Fälle unter den Zoosporeen, bei welchen ruhende Sporen ohne Befruchtung aus deutlicher oder undeutlicher beweglichen Zoosporen hervorgehen. Ich habe wenigstens bei den mehrfach früher von mir besprochenen Ruhesporen der Gattungen *Ulothrix*, *Stygeoclonium*, *Draparnaldia*, *Chaetophora* etc. wiederholt vergeblich versucht, den nach allen Analogien so nahe liegenden Befruchtungsact dieser Formen nachzuweisen. Ich habe weder vor Jahren die damals mit vieler Mühe gesuchten Spermatozoiden, noch später den Paarungsact der Schwärmsporen hier aufzufinden vermocht. Der Letztere ist inzwischen zwar später von Cramer<sup>1)</sup> bei einem *Ulothrix* gesehen worden. Nichtsdestoweniger sprechen meine vielfachen Beobachtungen dafür, dass auch bei Bildung der Sporen der *Ulothricheen* Parthenogenesis neben Paarung und in der einen, oder anderen Gattung vielleicht allein ohne die letztere vorkommt.

Unter den Saprolegnieen scheint gleichfalls ein hierhergehöriger Fall in der Gattung *Leptomit* aufzutreten.

Bei *Leptomit* *brachynema*<sup>2)</sup> Hildebrand, eine Form die vielleicht nur den fructificirenden Zustand von *Leptomit* *lacteus* darstellt, entstehen die Oosporen immer ohne Nebenäste. Die Pflanze bildet aber überhaupt keine Nebenäste; dies ist völlig sicher und ihre Oogonien sind ausserdem ohne jede Spur von Löchern. Es scheint demnach auch hier ein Fall von Existenz weiblicher Pflanzen ohne Vorhandensein männlicher Organe vorzuliegen. Es wäre nur noch denkbar, dass die Stützzelle des Oogonium hier die Rolle eines Antheridiums übernähme. Es schien mir diese nämlich in vielen Fällen ihren Inhalt später zu verlieren. Bei meinen älteren Beobachtungen habe ich nicht genügend sichergestellt, ob hier wirklich ein Uebergang des Inhaltes von der Stütz-

---

1) Ueber Entstehung und Paarung der Schwärmsporen von *Ulothrix*, Zürich 1870 (Vierteljahrsschrift d. Naturf. Gesell. zu Zürich, Bd. XV. Hft. 2).

2) Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. VI. S. 261. Der *Leptomit* *brachynema* bildet an den kurzgliedrigen Seitenästen, die Hildebrand hier beschreibt, bald Sporangien, bald Oogonien mit je einer Oospore. Die Sporangien sind jedoch in ihrer Form sehr variabel. Sie gleichen nicht bloss den Oogonien, sondern werden hier und da auch länger und kräftiger und treten auch an längergliedrigen Zweigen auf. Auch die Schwärmsporen dieser Art können sich häuten; thuen dies aber wieder in anderen Fällen nicht. Beide Vorkommnisse treten an derselben Pflanze vielleicht gleich häufig ein.

zelle in das Oogonium stattfindet und muss mir daher hierüber noch weitere Angaben vorbehalten.

Durch den Nachweis der parthenogenetischen Formen bei Saprolegnia und Achlya erledigt sich, wie ich noch schliesslich bemerken will, auch die Annahme von Cornu, dass diese Formen von hypothetischen kleinen Schwärmern befruchtet werden. Er stützt dieselbe, wie bereits hervorgehoben, nicht auf directe Beobachtungen. Die Gattung „Monoblepharis“, die er dort zur Analogie heranzieht, zeigt vielerlei Abweichungen auch anderer Art von den Saprolegnieen und dürfte richtiger einen eigenen Familien-Typus repräsentiren.

Die eigentlichen Saprolegnieen zeigen auch, wie ich im zweiten Abschnitt dieses Aufsatzes zeigen werde, einen fast durchweg gleichartigen, eigenthümlichen Befruchtungsmodus wodurch die zugleich in der Cornu'schen Auffassung enthaltene Vorstellung von dem Vorhandensein verschiedener Befruchtungsacte in dieser Familie völlig beseitigt wird.

## II. Ueber die Bedeutung der hellen Stellen im Protoplasma der Oogonien und über den Modus des Befruchtungsactes bei Saprolegnia und Achlya.

Ich gehe nun zur Betrachtung der morphologischen Beziehungen über, welche die Löcher in der Oogoniummembran und die ihnen vorhergehenden, hellen Stellen im Protoplasma zum Befruchtungsacte zeigen und füge einige Bemerkungen über die Controverse hinzu, die noch bezüglich der Form des Befruchtungsactes hier besteht.

Der sexuelle Werth der Nebenäste ist schon durch die Gesamtheit der bei ihrer Entwicklung sich darbietenden Erscheinungen festgestellt; namentlich durch ihr Anwachsen an die Oogonien, durch die Beobachtung ihrer Antheridien und ihrer Befruchtungsschläuche und durch den Nachweis der Entleerung derselben zwischen den Oosporen. Die einzige Meinungsverschiedenheit, die hierüber allein noch vorhanden ist, betrifft in der That nur die Beschaffenheit oder die Form der hier wirksamen, männlichen Zeugungselemente, namentlich die Existenz besonderer Samenkörper.<sup>1)</sup>

1) Auch hier stellt Herr Cornu die historischen Daten nicht richtig dar. Ohne weitere Auseinandersetzung hierüber verweise ich den Leser, der sich hierfür interessirt, auf die eigene Vergleichung der von Herrn Cornu ange-



Die ersten Zweifel an dem Vorhandensein der Samenkörper bei den Saprolegnieen hat Hildebrand<sup>1)</sup> ausgesprochen, offenbar unter dem Eindrucke der Erscheinungen, die bei *Peronospora* beobachtet werden. Er lässt es jedoch unentschieden, ob der Befruchtungsact der Saprolegnieen, wie bei *Peronospora*, als ein rein diosmotischer Prozess durch geschlossene Membranen hindurch aufzufassen sei, oder ob die Antheridien-Schläuche, wie ich dies annehme, sich an ihrer Spitze wirklich öffnen.

Reinke<sup>2)</sup> später und bald darauf Walz<sup>3)</sup> traten dagegen wieder mit Entschiedenheit für die Existenz von Samenkörpern bei den Saprolegnieen ein und geben an die Bewegung derselben und ihren Uebertritt aus dem Befruchtungsschlauche in das Oogonium deutlich gesehen zu haben. Ebenso erwähnt auch De Bary<sup>4)</sup> in einer früheren Beobachtung an *Aphanomyces laevis*, dass er in den Antheridial-Schläuchen kleine, lebhaftbewegliche Körperchen gesehen habe, die er allerdings nur fraglich als Samenkörper bezeichnet. Es sind dies ganz dieselben Körperchen, welche ich selbst schon früher als Samenkörper der Saprolegnieen angesprochen hatte, über deren Form ich jedoch, wie ich wiederholt hervorhob, eine bestimmtere Anschauung nicht gewinnen konnte.

Lindstädt<sup>5)</sup> wiederum hat bei seinen Beobachtungen an einer Saprolegniee, die er *Dictyuchus polysporus* nennt, die aber meiner Meinung nach höchst wahrscheinlich nur eine Nebenform der *Achlya polyandra* darstellt, Samenkörper nicht auffinden können und kann sich darüber nicht entscheiden, ob die Antheridial-Fortsätze sich nur an die Oosporen anlegen und nur ein Säfteaustausch stattfindet, oder ob sie nicht vielmehr in die Oosporen eindringen. — Cornu<sup>6)</sup> endlich, entscheidet sich gleichfalls gegen die Existenz von Samenkörpern und behauptet mit grösserer Entschiedenheit das wirkliche Eindringen der Antheridial-Schläuche in die Oospore.

Diesen scheinbar widersprechenden Angaben liegen jedoch, wenn man die Darstellungen schärfer controllirt, fast ganz über-

---

führten Schriften; namentlich auch auf meinen ersten Aufsatz über das Geschlecht d. Algen (Monatsberichte d. Berl. Acad. d. Wiss. 1855, S. 157 u. S. 25 des Separatabdruckes).

1) Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. VIII. S. 257.

2) Max Schultze, Archiv f. microscopische Anatomie, Bd. 5. S. 188 u. f.

3) Bot. Zeitung 1870, S. 544.

4) Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. II. S. 179.

5) Synopsis der Saprolegnieen, Berlin 1872, S. 21.

6) a. a. O. Seite 31, 41.

einstimmende Beobachtungen zu Grunde. Unzweifelhafte Angaben über den Moment der Befruchtung liegen nicht vor und die Ansichten differiren mehr in dem, was die Beobachter nicht gesehen, als in dem, was sie gesehen haben.

Die Frage nach der Existenz bestimmt geformter und beweglicher Samenkörper hat zwar an ihrer früheren Bedeutung verloren, seitdem mannigfaltigere Aeusserungsformen des Befruchtungsactes bei den niederen Pflanzen bekannt sind; allein hierdurch hat andererseits die genauere Kenntniss und Unterscheidung der verschiedenen Modalitäten des Befruchtungsacts namentlich in den Fällen an Interesse gewonnen, die, wie der vorliegende, jenen Uebergangsbildungen angehören, welche die divergirenden Reihen mit einander verbinden.

Einige neuere Beobachtungen an *Saprolegnia ferax*, *Achlya prolifera* und *Achlya racemosa*, die ich im Anschluss an die morphologischen Beziehungen der oben erwähnten hellen Stellen im Protoplasma der Oogonien hier folgen lasse, möchten vielleicht zur weiteren Aufhellung über den hier eintretenden Vorgang etwas beitragen. Die *Saprolegnia ferax* und *Achlya prolifera*, an welchen jene Beobachtungen gemacht worden, erscheinen unter Bezugnahme auf die vorhergehende Darstellung ihrer Sexualitätsverhältnisse nach ihren specifischen Kennzeichen genügend bekannt und bedürfen daher auch hier keiner weiteren Beschreibung; dagegen muss ich zur Orientirung über die *Achlya racemosa* in dem Umfange, wie ich dieselbe auffasse, noch einige Bemerkungen hier vorausschicken.

Diese zuerst von Hildebrand<sup>1)</sup> unterschiedene Art zeigt gleichfalls eine grössere Variabilität ihrer Charactere. Ihre Oogonien (XIX. 1—15) sind, wie die der *Achlya polyandra*, undurchlöchert und ebenfalls wenigstens bei der Hauptform viel-sporig; allein sie enthalten immerhin im Durchschnitt doch weniger

---

1) Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. VII. Der Name „*racemosa*“ ist nicht gut gewählt, da die traubenförmige Anordnung der Oogonien auch anderen Saprolegnieen zukömmt; ebensowenig der Name „*lignicola*“ für die zweite von Hildebrand unterschiedene Art, die übrigens nur eine Nebenform der *racemosa* ist. Ich hatte deshalb diese Pflanze früher in meinen Notizen als „*colorata*“ bezeichnet, wegen der sehr charakteristischen und constanten tiefen Färbung der Oogoniummembran, die in so ausgesprochener Weise bei anderen Arten nicht vorkömmt. Um eine Namensänderung zu vermeiden behalte ich im Texte den von Hildebrand gegebenen Namen bei, und bemerke nur, dass die *A. racemosa* wie ich sie auffasse, sowohl die *A. racemosa* als *lignicola* Hildebrands umfasst und ausserdem noch eine kleinere, typisch einsporige Form und dass die Oogonien aller dieser hierhergehörigen Formen bald mehr bald weniger papillös, bald ganz glatt erscheinen.

Sporen als diese, und während bei der *A. polyandra* einsporige Oogonien sehr selten sind, treten solche bei *A. racemosa* (XIX. 7, 10, 11) häufiger, sogar an denselben Fäden mit den mehrsporigen Oogonien auf und endlich existiert eine zur *A. racemosa* gehörige kleinere Form, die fast ausschliesslich einsporige Oogonien besitzt (XIX. 7). Die wesentlichen Unterscheidungsmerkmale der *A. racemosa* von *polyandra* liegen aber zumeist in der Beschaffenheit der Nebenäste. Diese entspringen bei *A. racemosa* stets in nächster Nähe der Oogonien aus dem Träger unter oder selbst über der Basalwand des Oogoniums, oft noch höher aus dem Oogonium selbst; doch wie es scheint nur oder doch vorwiegend nur aus dessen unterer Hälfte (XIX. 1—15). Sie werden nicht lang, biegen in kurzem Bogen um und legen sich nicht sehr hoch über ihrer Ursprungsstelle wieder mit ihrer, das Antheridium bildenden Spitze an das Oogonium an. Das Antheridium wächst hierbei — dies scheint ein constantes Merkmal dieser Art, auf welches schon Cornu treffend aufmerksam macht — an das Oogonium nicht mit seiner Breitseite, sondern mit seiner schmalen Vorderfläche an, während es bei *Achlya polyandra* sich mit der ausgedehnten Breitseite an das Oogonium anlegt und hier nur an einer oder mehreren, den hellen Stellen im Protoplasma entsprechenden Stellen mit dem Oogonium verwächst.

Die Anzahl der Nebenäste an einem Oogonium schwankt bei *A. racemosa* zwischen 1 und 4. Nur in seltenen Fällen sind 5 vorhanden. Auch findet — häufiger wenn weniger Nebenäste da sind — eine Verzweigung der Nebenäste statt, und auch eine dichotomische Verzweigung des Antheridiums selbst tritt hier und da ein. Endlich zeigen die Nebenäste eine ausgesprochene Neigung zu einer decussirten Stellung in zwei übereinander stehenden Paaren; auch wenn nur zweie vorhanden sind, sind diese häufig genau opponirt. Höchst selten sind mir bei dieser Art Fälle von Parthenogenesis vorgekommen und immer nur bei cultivirten Exemplaren der kleinen einsporigen Form (XIX. 7). Diese entstehen hier nicht durch die völlige Unterdrückung der Nebenäste, sondern durch den Umstand, dass der einzige vorhandene Nebenast in solchen Fällen, ohne sich an das Oogonium anzulegen, neben demselben vorbei wächst, und hierbei oft zu einem sehr ausgedehnten kräftigen und verzweigten, männlichen Schlauche sich verlängert wie bei n' Fig. 4, Taf. XVII.

Die Oogonien der *A. racemosa* endlich zeichnen sich vor allen

anderen Saprolegnien durch eine tiefere Färbung ihrer Membran aus; ferner durch den Umstand dass sie häufig, wenn auch nicht immer, mehrere der Anzahl nach unbestimmte Papillen hervortreiben (XIX. 6—12), die unregelmässig über der ganzen Oberfläche des Oogoniums zerstreut stehen. Gewöhnlich bleiben diese Papillen kurz und nur ausnahmsweise wächst die eine oder andere zu einen längern, sterilen Ast aus. Einzelne solche Aeste treten übrigens in seltenen Fällen auch bei *A. polyandra* aus der sonst glatten Oogonium-Membran dieser Art hervor. Hierdurch nähern sich diese Oogonien zwar denen von *Saprolegnia asterophora*, *Aphanomyces stellatus* u. s. w., allein die Umstände, welche die Erscheinung hervorrufen, sind, wie ich weiter unten zeigen werde, in beiden Fällen nicht ganz übereinstimmend.

Trotz der grossen Variabilität dieser Species — denn nur die Anheftungsweise der Antheridien und die dunklere Färbung der Oogonium-Membranen erscheinen als constantere Charactere — sind die hierhergehörigen Formen nicht schwer von der *A. polyandra* zu unterscheiden. Einzelne auffallende Annäherungen zwischen beiden Reihen, namentlich in der Beschaffenheit, Länge und Stellung der Nebenäste, lassen sich auf Bastardirungen zurückführen, deren Anfänge ich hier direct zu beobachten Gelegenheit hatte (XVII. 1o, 6, das Nähere über diesen interessanten Bastardirungsvorgang in der Erklärung der Figuren).

Einige andere gleichfalls nicht constante Eigenthümlichkeiten, die die Nebenäste und Antheridien der *A. racemosa* in manchen Fällen noch zeigen, sollen bei der Darstellung der Befruchtungsvorgänge ihre Besprechung finden. — Auch bei der *A. racemosa* treten nun jene hellen Stellen an der Peripherie der Oogonien auf, über deren Bedeutung noch keine Uebereinstimmung herrscht. Hier wie bei *A. polyandra*, *Saprolegnia ferax* u. s. w. scheint ihr erstes Auftreten in die Zeit der Entstehung der Basalwand des Oogoniums (XVIII. 2) zu fallen. Vor dem Abschluss desselben als besondere Zelle habe ich jene hellen Stellen nicht auffinden können. Sie sind sichtbar bis zum Eintritt der Plasmasonderungen, welche die Bildung der Oosporen einleiten. Bei den später durchlöcherten Oogonien ist es meiner Ansicht nach leicht sich davon zu überzeugen, dass sie Vorläufer der Löcher sind.

Den Deutungsversuchen derselben als Kerne oder Concentrationsmittelpuncte der künftigen Oosporen bin ich bereits in älteren Aufsätzen entgegengetreten. Es ist nicht nöthig auf diese

zurückzukommen, denn die unmittelbaren Beobachtungen sprechen deutlich dagegen. Aber auch ihre von mir hervorgehobene Beziehung zu den Löchern der Oogonium-Membran ist bestritten worden. So von Reinke<sup>1)</sup> und Cornu<sup>2)</sup>; allein mit Unrecht.

Eine ansprechendere Erklärung dieser constanten und auffallenden Erscheinung, deren Bedeutung für die mit der Zeugung zusammenhängenden Bildungsvorgänge kaum verkannt werden kann, wissen die genannten Beobachter nicht zu geben. Cornu kömmt nur auf die ältere Vorstellung, dass sie in irgend einer unbekannten Weise mit der Sonderung des Protoplasma zu den Oosporen zusammenhängen möchten, zurück und glaubt als schlagenden Beweis gegen die von mir vertretene Ansicht den Umstand anführen zu können, dass diese hellen Stellen auch bei solchen Oogonien vorkommen, die später gar keine Löcher besitzen.

Diese Thatsache ist mir längst bekannt. Allein der Schluss, den Cornu aus derselben zieht, ist zu kurzsichtig, denn sie widerspricht bei einiger Ueberlegung keineswegs meiner Ansicht von der Beziehung jener Stellen zu den Löchern in denjenigen Fällen, in welchen diese vorhanden sind.

Eine vergleichende Betrachtung aller vorkommenden Fälle führt vielmehr nur zu einer Erweiterung meiner Auffassung und zu einer natürlichen Vorstellung über den eigentlichen morphologischen Werth der Löcher und jener hellen Stellen.

Wir finden nämlich bei einigen Formen dieser Familie durchlöcherter Oogonien, bei anderen dagegen solche, welche hervortretende Papillen auch einzelne, längere, sterile, hervorwachsende Aeste besitzen. Noch andere Formen haben wieder Oogonien mit ganz glatter, undurchlöcherter Membran, bei welchen jedoch hier und da gleichfalls ausnahmsweise ein kürzerer oder längerer, steriler Zweig hervortritt. Bei allen Formen sehen wir aber vorher schon im Protoplasma der Oogonien jene hellen Stellen unmittelbar an der Peripherie unter der Oogonium-Wand auftreten. Die späteren Löcher, Papillen oder Aeste, entsprechen ferner ihrer Stellung nach den vorübergehenden hellen Stellen im Protoplasma und das gleiche Verhältniss trifft auch im normalen Verhalten für die äusserlichen Ansatzstellen der Antheridien zu. Die hellen Stellen im Protoplasma sind aber weder hier befindliche Kerne, noch Vacuolen, sondern einfach vom Protoplasma leer gelassene Stellen, welche bei genauer

---

1) a. a. O.

2) a. a. O. S. 85.

Beobachtung zweifellos die Lumina niedriger Warzen bilden, die nur die frühesten Entwicklungsstufen von Zweigen darstellen, welche die inneren Schichten der Oogonium-Membran durch die äusseren Schichten hindurchzutreiben beginnen. Die scharfe seitliche Ansicht dieser Stellen lässt dieses Verhalten klar hervortreten (XVIII, 11).

In einzelnen Fällen, so namentlich bei *A. racemosa*, erscheinen diese innern Schichten häufig deutlich von den äusseren Membran-Schichten des Oogonium abgelöst und können gleichsam als eine besondere das Oogonium auskleidende Mutterzelle der Oosporen angesehen werden (XIX, 9.) Es ist aber an sich klar, dass die hervortreibenden Warzen dieser inneren Membran-Schicht oder Mutterzelle von oben gesehen offenbar, wie jede andere früheste Zweig-Anlage eines Saprolegnia-Schlauches in gleicher Lage, als mehr oder weniger kreisförmige Unterbrechungen des plasmatischen Wand-Ueberzuges in die Erscheinung treten müssen (XVIII, 2. 11).

Alle diese Verhältnisse zusammengenommen führen zu dem Schlusse, dass bei diesen Saprolegnien eine Copulation zwischen den Antheridien der Nebenäste und besonderen, weiblichen Copulationsästen stattfindet, welche die innere Membran-Schicht der Oogonien oder die das Oogonium ausfüllende Mutterzelle der Oosporen in geringerer oder grösserer Anzahl den Antheridien entgegensendet.

Die Copulation findet unter normalen Verhältnissen bereits auf jener frühen Entwicklungsstufe dieser weiblichen Copulations-äste statt, auf welcher sie erst als jene niedrigen Warzen oder hellen Stellen unmittelbar an der innern Seite der eigentlichen Oogonium-Wand erscheinen. Die um diese Zeit den Oogonien aussen bereits ansitzenden Antheridien müssen daher die Oogoniumwand selbst durchbohren, um zu den Warzen zu gelangen. Dies wird bei *Achlya racemosa* besonders deutlich, wo die ganze Vorderfläche des Antheridiums die äussere Schicht der Oogoniumwand durchbricht (XIX, 15) und später mit der ihr zugekehrten Copulationswarze verwächst.

Nur einige der vorhandenen Copulationswarzen gelangen zur wirklichen Copulation mit den Antheridien; die andern, welche steril bleiben, verhalten sich nicht nur in den verschiedenen Formen verschieden, sondern selbst bei derselben Form und sogar an demselben Oogonium nicht immer gleichartig. Sie entwickeln sich bei gewissen Formen gar nicht weiter, so bei *A. polyandra* und

überhaupt bei den Arten mit glatten, undurchlöcherten Oogonien und in diesem Falle verschwinden später die hellen Stellen ohne deutliche Spuren zu hinterlassen.

Bei anderen Formen dagegen bilden sich die Copulationswarzen entweder sämtlich oder doch eine grössere Anzahl von ihnen noch weiter aus und verlängern sich zu kürzeren geschlossenen die Oogonium-Wand durchbrechenden Papillen — so bei den Arten mit papillösen Oogonien; z. B. bei *A. racemosa*; wenigstens bei vielen Oogonien dieser Art (XIX, 6—12).

Bei den Arten mit durchlöcherten Oogonien wachsen wiederum die Copulationswarzen zwar in ähnliche, noch kürzere Papillen aus, die die Oogoniumwand gleichfalls durchbrechen; diese öffnen sich aber bei ihrem Hervortreten über die Oogoniumwand sogleich an ihrer Spitze. Diese Oeffnungen der sterilen Copulationswarzen stellen alsdann die Löcher dar. Bei besser entwickelten Löchern, namentlich bei Oogonien mit kräftig ausgebildeten Membranen kann man häufig ungemein deutlich die Linien verfolgen, welche der Seitenwand der geöffneten Papille entsprechen und an dem Rande der Löcher durch die äussere Membranschicht hindurchtreten. Es entsteht dann das Bild, auf welches ich schon bei der ersten Beschreibung der Löcher aufmerksam gemacht habe,<sup>1)</sup> wonach jedes Loch wie von einem besonderen Ringe — dem Umriss der durchbrochenen Stelle der äusseren Schicht der Oogoniumwand — umgeben erscheint.

In noch anderen Fällen endlich gelangen die Copulationswarzen zu einer noch grösseren Ausbildung und wachsen zu längeren, aus den Oogonien hervortretenden, sterilen Aesten aus, deren Bedeutung leicht verkannt werden könnte. Ausnahmsweise findet dies nicht nur bei den Papillen von *A. racemosa*, sondern hier und da auch bei den normal ganz glatten Oogonien der *A. polyandra* statt.

Bei der Form, welche Archer<sup>2)</sup> als *Achlya cornuta* beschrieben hat, scheint dies regelmässig einzutreten, soweit ich nach der Beschreibung der Pflanze, die ich selbst noch nicht gefunden habe, urtheilen kann. Vielleicht hängt dies mit dem Umstande zusammen,

---

1) Nova Acta N. C. Vol. XXIII. P I. pag. 422. Cornu widerspricht auch hier mit Unrecht. Die Erscheinung ist unleugbar; ihre Erklärung, die ich damals nicht geben konnte, liegt in dem Durchwachsen einer besonderen, weiblichen Copulationswarze.

2) Journal of microscop. science Vol. VII. v. J. 1867. Tab. VI. Fig. 2—6.

dass diese Pflanze — wie ich vermuthe — nur eine parthenogenetische Form ist; denn es ist denkbar, dass neben anderen Ursachen das Ausbleiben der Copulation in gewissen Fällen einen förderlichen Einfluss auf die Entwicklung der Copulationswarzen auszuüben vermag.

Die spitzen und stumpfen Fortsätze der Oogonien von *Aphanomyces stellatus* und *scaber*, sowie von *Saprolegnia asterophora*<sup>1)</sup> gehören wohl nur zum Theil hierher. Viele von ihnen sind sicher nur verlängerte, sterile Copulationswarzen. Bei anderen ist mir dieser Ursprung fraglich, denn neben den wahren Copulationswarzen, welche die äussere Oogoniumwand durchbrechen, kommen auch Fortsätze der Oogonien vor, über welche die äussere Contur der Oogoniumwand sich ununterbrochen hinzieht. Ob diese nur als eine Modification der Copulationspapillen, bei welchen die äussere Membranschicht der Oogoniumwand nicht durchbrochen wird, zu betrachten sind, oder ob sie besondere eigenthümliche Aussackungen der Oogoniumwand selbst darstellen, mag hier vorläufig unentschieden bleiben.

Normal erfolgt, wie ich bereits angeführt habe, die Copulation der Antheridien mit den Copulationswarzen noch bevor diese die Oogoniumwand durchbrochen haben. So auch gewöhnlich bei *A. racemosa*. Doch habe ich bei dieser Pflanze nicht selten auch Fälle beobachtet, bei welchen sie erst unmittelbar beim Hervortreten der Copulationswarze aus dem Oogonium (XIX, 14), oder selbst noch später, wenn diese bereits zu einer längeren Papille geworden ist (XIX, 8) stattgefunden hatte. Diese seltenen Fälle gewähren ein besonders deutliches Bild des Vorganges und lassen keinen Zweifel über dessen richtige Auffassung.

Ebenso charakteristisch für den Vorgang ist auch das Verhalten der Antheridien, die zufällig nicht auf eine Copulationswarze treffen. Solche Antheridien, die der Oogoniumwand äusserlich an Stellen aufsitzen, denen an ihrer inneren Seite eine Copulationswarze nicht entspricht, enden immer stumpf und geschlossen innerhalb der Oogoniumwand, sie durchbohren diese nur in ihren äusseren Schichten bis zu der Tiefe, wo die die Copulationswarzen bildende Schicht oder Membran liegt (XIX, 15), und senden niemals einen Befruchtungsschlauch in das Oogonium hinein. Die Bildung eines solchen hängt daher beim normalen Verlaufe von dem Zusammen-

---

1) De Bary in Jahrb. f. wiss. Bot. II. Taf. 19 u. 20.

Jahrb. f. wiss. Botanik. IX.



treffen des Antheridiums mit einer Copulationswarze ab, denn das Antheridium ist nicht im Stande einen Fortsatz durch die vorhandene Schicht einer Membran hindurchzutreiben. Diese Erscheinung findet wieder ihre Erklärung in dem Verhalten, welches hier bei der Verbindung von Antheridium und Copulationswarze eintritt. Diese stellt einen eigenthümlichen Modus der Copulationsvorgänge dar, der eine nähere Darstellung verlangt. Er unterscheidet sich von anderen, ähnlichen Vorgängen schon dadurch, dass keine offene Communication für den Uebertritt des Inhaltes entsteht, denn nur das eine der beiden Blätter, welche die trennende Wand bilden, wird resorbirt, das andere bleibt bestehen.

Es verschwindet nämlich nur die Wand der Copulationswarze, soweit sie dem Antheridium anliegt (XIX, 9 u. s. w.); das entsprechende Stück der Wand des Antheridiums wird dagegen nicht resorbirt und es erscheint daher die an der Spitze offene Warze dem Antheridium gleichsam wie ein Schröpfkopf aufgesetzt. Dies wird besonders deutlich bei *A. racemosa*. Das Antheridium treibt nun aus der Stelle, mit welcher es die Warzenöffnung verschliesst, seinen Befruchtungsschlauch in die offene Mündung der Copulationswarze hinein. Die Durchbohrung einer fremden Membran findet daher bei dem Vordringen des Befruchtungsschlauches hier nicht statt. —

Die Art, wie die Copulationswarzen bei ihrem Anwachsen an das Antheridium sich durch Resorption der Wand an ihrer Spitze öffnen, wirft zugleich Licht auf die Entstehung der Löcher bei den durchlöcherten Oogonien. Hier erscheint das normale Verhalten, welches sonst nur die copulirenden Warzen zeigen, auf alle, auch auf die sterilen ausgedehnt. Die Löcher der durchlöcherten Oogonien sind daher, wenn man ihre Entwicklungsgeschichte befragt, offenbar nicht für den Eintritt von Samenkörpern, sondern zur Copulation mit Antheridien bestimmt und in dieser Betrachtung liegt eine weitere Bestätigung meiner in dem ersten Theile dieses Aufsatzes entwickelten Annahme, wonach jene Saprolegnien mit durchlöcherten Oogonien, bei welchen nirgends Spuren von Nebenästen oder ansitzenden Antheridien gefunden werden, nur parthenogenetische Formen der Arten mit Nebenästen sind.

Die Befruchtungsschläuche, welche die Antheridien durch die geöffnete Copulationswarze in die Oogonien hineinsenden, dringen bekanntlich bis zwischen und an die Oosporen vor (XIX, 1, 2, 4, 9, 10, 11). Sie verzweigen sich hier und da unregelmässig und

ihre Enden lassen sich in den meisten Fällen genau bis an den Umfang einer Oospore verfolgen.

Ein Eindringen derselben in die Oospore habe ich dagegen nicht mit Sicherheit constatiren können. Wo dies beim ersten Blicke der Fall zu sein schien, erwies die genauere Untersuchung, dass die Spitze des Schlauches der Oospore nur äusserlich auf- oder anlag, eine wirkliche Unterbrechung des Umfanges der Oospore, in welche der Schlauch sich eingesenkt hätte, habe ich niemals gesehen.

Wahrscheinlicher als diese von Lindstädt und Cornu vertretene Ansicht wäre vielleicht noch eine Copulation der Spitze der Befruchtungsschläuche mit einer von den Oosporen in ähnlicher Weise, wie die Copulationswarzen der Oogonien, vorgebildeten Papille. Dies könnte zugleich die Erscheinung der früher besprochenen, noch unverständlichen, kleinen, kreisförmigen Stelle (z. B. XVII, 5) an den reifen Oosporen erklären. Allein auch hierfür fehlen mir bisher die ganz sicheren Nachweise und eine Reihe von Nebenumständen, die sich bei der Befruchtung beobachten lassen, sprechen mit grosser Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Befruchtungsschläuche obwohl in unmittelbarer Nähe der zu befruchtenden Oospore sich wenigstens in vielen Fällen an ihrer Spitze doch frei öffnen und ihren Inhalt hervortreten lassen.

Cornu legt für seine Ansicht besonderen Werth auf die äusserst langsame Entleerung des Inhaltes der Befruchtungsschläuche, die er als Befruchtungsact auffasst und darstellt. Er sieht hierin ein Analogon der Vorgänge, wie sie bei dem langsamen Zusammenfliessen des Inhaltes sich copulirender Zellen beobachtet werden. Allein die Entleerung der ganzen Befruchtungsschläuche unterscheidet sich in ihrem physiologischen Werthe sehr wesentlich von jenem Zusammenfliessen und die Befruchtung erfolgt in anderer Weise als es Cornu darstellt, denn die volle Entleerung eines Befruchtungsschlauches entspricht hier keineswegs einem einzigen Befruchtungsacte. Der Austritt des Inhaltes aus den Befruchtungsschläuchen geschieht vielmehr durch mehrfache, wiederholte und der Zeit nach weit aus einander liegende, partielle Entleerungen, die jede einzeln einem besonderen Befruchtungsacte entsprechen und rasch erfolgen. Es handelt sich hier daher gar nicht, wie

- Cornu glaubt, um die Beobachtung der langen Zeit, welche vergeht bis ein Antheridium und sein Befruchtungsschlauch sich völlig entleert haben, sondern um die Beobachtung jener partiellen Ent-

leerungen, die eine äusserst kurze Dauer haben. In solchen Fällen namentlich, in welchen nur eine einzige oder nur zwei Oosporen vorhanden sind, ist es bei *A. racemosa* leicht sich davon zu überzeugen, dass nur ein äusserst geringer Theil des Antheridien-Inhaltes zur Befruchtung einer Spore verwendet wird. Nach erfolgtem, sicheren Eintritt der vollen Befruchtungserscheinungen kann man die Antheridien und Befruchtungsschläuche noch mit ihrem Inhalte fast völlig erfüllt finden und das Zurückbleiben des grössten oder eines grossen Theiles des Inhaltes in den Antheridien und Befruchtungsschläuchen ist auch bei vielsporigen Oogonien eine nicht seltene Erscheinung. Man könnte hierbei allerdings vielleicht noch annehmen, dass die Befruchtung gar nicht stattgefunden hat und dass die reifen Oosporen sich parthenogenetisch entwickelt haben, da das Vorhandensein der Befruchtungsschläuche die Möglichkeit der Parthenogenese, die bei diesen Pflanzen ja besteht, nicht ausschliesst. Allein man findet anderseits in solchen Fällen in der Nähe der Berührungsstelle von Befruchtungsschlauch und Oospore hin und wieder körnige Inhaltmassen liegen, die nachweisbar aus dem Befruchtungsschlauche noch nachträglich ausgetreten sind (XIX, 11). In dem einen abgebildeten Falle, der mehrere Tage der Beobachtung unterlag, war die Befruchtung der einzigen Spore längst erfolgt (XIX, 10) und beide Befruchtungsschläuche noch mit Inhalt erfüllt. Noch 3 Tage später (XIX, 11) war der Inhalt des einen Schlauches unverändert, aus dem andern war ein kleiner Theil des Inhaltes, der nun neben der Oospore und ausserhalb des Befruchtungsschlauches lag, hervorgetreten. Noch mehrere Tage später waren die Befruchtungsschläuche nicht völlig entleert.

Hier kann von einem Eindringen des Befruchtungsschlauches in die Oospore nicht wohl die Rede sein und dieser musste hier offenbar mit seiner Spitze frei münden.

Bei vielsporigen Oogonien, bei welchen die Spitzen der Befruchtungsschläuche gewöhnlich von den Oosporen ganz verdeckt werden, sieht man häufig bei fleissiger Beobachtung plötzlich in dem freien Raume der Oogonien neben und zwischen den Oosporen eine Anzahl glänzender sehr kleiner Körperchen auftauchen. Ich habe diese Erscheinung bereits in meinem ersten Aufsatz über die Befruchtung der Saprolegnien beschrieben. Diese Körperchen sind früher nicht da, darüber lassen die zwischen den scharf umschriebenen Befruchtungskugeln ganz durchsichtigen und völlig körnerlosen Oogonien keinen Zweifel. Dagegen finden sich diese

Körner vorher in dem Inhalte der geschlossenen Antheridien und Befruchtungsschläuche. Unter theilweiser Entleerung dieser sieht man dann später diese Körperchen in der Nähe der Oosporen erscheinen<sup>1)</sup>. Dies spricht gleichfalls dafür, dass der Inhalt der Befruchtungsschläuche frei in den Innenraum der Oogonien ergossen wird.

Der nähere Vorgang, wie dies bei den einzelnen, partiellen Entleerungen der Schläuche geschieht, ist unbekannt. Innerhalb der Oogonien habe ich sichere Erfahrungen hierüber nicht gewinnen können, allein ich habe ausserhalb der Oogonien Erscheinungen beobachtet, die hierüber Aufschluss geben könnten.

Unter den Nebenästen giebt es bei *Saprolegnia ferax*, *Achlya polyandra* und *racemosa* auch solche, die nicht in der Nähe der Oogonien entstehen oder die, wenn auch in der Nähe von Oogonien befindlich, sich doch an diese nicht anlegen, sondern neben ihnen vorbei wachsen (n in den Figuren 1, 4 Taf. XVII. und XVIII). Diese isolirten Nebenäste bilden hier und da ihre Spitzen dennoch in normale Antheridien aus, die Befruchtungsschläuche entwickeln (XVIII, 6. 7. 8). Es gehört viel Ausdauer und Mühe dazu, um diese freien Befruchtungsschläuche zu finden und ihre Entleerung zu beobachten. Es stehen mir daher nur wenige Beobachtungen zu Gebote, nach denen ich urtheilen muss.

Häufiger dagegen findet man freie Befruchtungsschläuche an den ganz normalen Antheridien von *A. racemosa*. Bei den grösseren Formen dieser Art treibt fast regelmässig jedes an dem Oogonium anliegende Antheridium ausser seinem in das Oogonium eindringenden Befruchtungsschlauch noch einen zweiten freien Befruchtungsschlauch (b. Fig. 2, 3 und 4 Taf. XIX) aus seiner Rückenfläche hervor. Ebenso bilden bei diesen grösseren Formen von *A. racemosa* die Nebenäste statt eines, oft zwei hintereinander liegende Antheridien, von denen nur das obere dem Oogonium anliegt, das untere (a Fig. 1, 3, 5, 13 Taf. XIX.) dagegen nicht, allein dieses entleert seinen Inhalt dennoch durch einen freien Befruchtungsschlauch, der nicht in das Oogonium eindringt (a. Fig. 13, Taf. XIX).

Die Erscheinungen bei der Bildung und Entleerung dieser

---

1) Verwechselungen dieser aus den Antheridien stammenden Körperchen mit ähnlichen, bei der Theilung des Protoplasma der Oogonien hier und da zurückbleibenden Resten können nur ungeübten Beobachtern zustossen.

freien Befruchtungsschläuche, welche der Beobachtung weniger Schwierigkeiten in den Weg legen, sind folgende.

Der Schlauch selbst ist nicht eine seitliche Verlängerung der Antheridialwand sondern gehört der innersten Schicht derselben an. Diese durchbricht die äusseren Schichten und tritt in Form eines kürzeren oder längeren, gewöhnlich von äusserst zarter Membran gebildeten, Bruchsackes oder mehr cylindrischen Fortsatzes hervor (b. Fig. 2, 3 Taf. XIX.). In selteneren Fällen bleibt dieser Schlauch unter Verdickung seiner Membran länger bestehen, meist öffnet er sich früher plötzlich an seiner Spitze, wobei zugleich der Theil des Inhaltes, der unmittelbar in der Spitze des Schlauches lag, stossweise mit Gewalt herausgeschleudert und hierdurch über einen grösseren Raum vor der Oeffnung ausgestreut wird (XIX, 13a, b'). Die Erscheinung erinnert an den Vorgang, der bei der normalen Oeffnung der reifen Moosantheridien beobachtet wird. Ob hierbei einzelnen Inhaltskörnern, wie ich dies früher innerhalb der Antheridien gesehen zu haben mich erinnere, noch eine geringe eigene Bewegung zukömmt, muss ich nach den wenigen Beobachtungen, die mir zu Gebote standen, unentschieden lassen.

Die zarte Membran, welche den Befruchtungsschlauch oder den Bruchsack bildete, geht nach dem Ausstreuen des Inhaltes sogleich zu Grunde und lässt nur hier und da geringe Zeichen ihres Vorhandenseins zurück. Allein bei den bereits genannten grösseren Formen der *A. racemosa* finden sich fast an jedem Antheridium die Spuren dieses Vorganges in Form einer deutlichen scharf umschriebenen Oeffnung, welche meist gerade auf dem Rücken des Antheridiums befindlich ist und vor und innerhalb welcher gewöhnlich noch Reste der ausgeworfenen Masse liegen geblieben sind (b' Fig. 1, 9, 12, 13 Taf. XIX.). In jüngeren und günstigen Fällen bemerkt man am Rande der Oeffnungen noch zarte, verschwimmende Linien, welche die letzten Andeutungen des Schlauches, der hier hervortrat, darstellen.

Offenbar lassen sich die Erscheinungen, die an den freien Befruchtungsschläuchen beobachtet werden, in natürlicher Weise auf die Vorgänge im Inneren der Oogonien übertragen. Cornu<sup>1)</sup> behauptet zu Gunsten seiner Annahme des Eindringens der Befruchtungsschläuche in die Oospore, dass die Zahl der Schläuche oder ihrer Verzweigungen der Zahl der vorhandenen Oosporen

1) a. a. O. Seite 41.

entspricht. Zahlreiche Beobachtungen widersprechen dieser Angabe. Oft sind mehr Schläuche da als Oosporen, oft ebenso unbedingt mehr Oosporen als Schläuche und deren Verzweigungen. Auch dieser Umstand spricht dafür, dass durch eine Schlauchspitze vielleicht mehrere benachbarte Oosporen befruchtet werden.<sup>1)</sup>

Alles in Allem erwogen halte ich es daher für das Wahrscheinlichste, dass die Befruchtungsschläuche und ihre Verzweigungen auch im Inneren der Oogonien so, wie sie es ausserhalb derselben thun, sich an ihrer Spitze plötzlich öffnen, einen geringen Theil ihres hier vorhandenen Inhaltes gewaltsam ausstossen und hierdurch die nächstgelegenen Befruchtungskugeln befruchten.

Die überaus kleinen Körperchen des ausgestreuten Inhaltes — möge ihnen nun eine deutlichere, eigene Bewegung zukommen oder nicht — stehe ich aber durchaus nicht an für die eigentlichen, den Samenkörpern entsprechenden, befruchtenden Elemente zu halten. Denn dass diese Eigenschaft nicht der ganzen Inhaltsmasse der Antheridien und Befruchtungsschläuche gleichmässig zukommt, dafür sprechen jene in vielen Fällen in den Antheridien wirkungslos zurückbleibenden, körnerlosen Schleimmassen und die Analogie der ähnlichen Erscheinungen bei *Vaucheria*.

So erscheint, wie ich es im Eingange angedeutet habe, der Befruchtungsvorgang bei *Achlya* und *Saprolegnia* als eine der möglichen Zwischenbildungen zwischen Zeugung vermittelt ganz vollständiger Spermatozoiden und Copulation. Durch das Auftreten mehrerer Oosporen in der weiblichen Geschlechtszelle und ihre Befruchtung durch den Inhalt eines einzigen Antheridiums knüpft derselbe an die Vorgänge der Zeugung durch freie, bewegliche Samenkörper an und die wirksamen Körperchen im Antheridien-Inhalte, der Saprolegnieen sind wohl als eine der niedrigsten Entwicklungsstufen der Samenkörper anzusprechen.

Durch die eigenthümlichen Copulationswarzen, deren Vorhandensein ich in diesem Aufsätze nachwies, schliesst sich aber dieser Vorgang wieder unmittelbar an die Erscheinungen der Copulation an und es ist für die Auffassung der Phaenomene bezeichnend, dass die Copulationswarzen selbst wieder in ihren

1) Es ist dies übrigens kein durchaus sicherer Beweis, da es, selbst wenn alle Oosporen im Oogonium später sich als entwicklungsfähig erweisen, doch noch immer möglich ist, dass einige gar nicht befruchtet werden und sich nur parthenogenetisch entwickelt haben. Ich führe auch diesen Umstand hier nur an, um durch den Nachweis der Unrichtigkeit der Thatsache den daraus von Cornu gezogenen Schluss zu widerlegen.

verschiedenen Formen gleichsam eine Stufenfolge von Entwicklungen oder Rückbildungen der weiblichen Copulationsäste darstellen, die bei den Oogonien mit glatter Membran in ihrer einfachsten, fast nur rudimentären Gestalt auftreten.

Es ist ferner nicht ohne Interesse für die vorausgesetzte Beziehung beider Zeugungsformen, die man als Copulation und Zeugung zu unterscheiden pflegt, ähnliche verwandtschaftliche Andeutungen zwischen beiden noch in anderen Fällen nachzuweisen. Ein Beispiel dieser Art findet sich bei den Oedogonien. Bei diesen Pflanzen, bei welchen ganz selbständige und frei bewegliche Spermatozoiden vorhanden sind, treten doch noch hier und da homologe Organe der copulativen Zeugungsform auf, die in den bestimmten Fällen ohne wesentliche Function offenbar nur noch rudimentären Werth besitzen. Als ein solches homologes Organ glaube ich den mir früher ganz unerklärlichen, eigenthümlichen Befruchtungsschlauch bei *Oedogonium ciliatum*, dem sich weniger ausgesprochene Bildungen gleichen Werthes bei anderen Arten anschliessen, auffassen zu dürfen. Nach genauerer Kenntniss der Copulationswarzen der Saprolegnieen findet derselbe jetzt als rudimentärer, weiblicher Copulationsast seine natürliche morphologische Erklärung.

Uebrigens möchten selbst unter den Saprolegnieen und den ihnen nahe stehenden Pflanzen noch einfachere Vorkommnisse sich auffinden lassen, in welchen die Differenzen beider Zeugungsformen stufenweise noch mehr und mehr verschwinden.

Bei der bereits erwähnten Saprolegnie mit hypogynischen Antheridien (XVIII, 9, 10) ist an der Trennungswand zwischen Antheridium und Oogonium noch eine Copulationswarze für den eintretenden Befruchtungsschlauch vorhanden.

Dieser Fall entfernt sich übrigens kaum von den früher besprochenen, da hier gleichfalls vielsporige Oogonien und Befruchtungsschläuche vorhanden sind. Nur durch den Ort, wo die Antheridien auftreten und den Umstand, dass sie demselben Faden angehören, nähert er sich schon mehr den reinen Copulationsvorgängen.

Noch näher an die reinen Copulationsvorgänge herantretende Fälle haben Pfitzner<sup>1)</sup> bei *Ancylistes* und *Cornu* bei *Lagenidium* nachgewiesen.

Der eigentliche Befruchtungsact der höheren Formen der Saprolegnieen, namentlich der Gattungen *Saprolegnia* und *Achlya*,

1) Monatsberichte der K. A. d. Wiss. zu Berlin, Mai 1872.

geht dagegen, wie ich hier nachgewiesen habe, über die eigentliche reine Copulation hinaus und ist wesentlich ein combinirter Act, zusammengesetzt aus einer Copulation der Antheridien mit eigenthümlichen, in vielen Fällen nur rudimentären, weiblichen Copulationsästen oder Copulationswarzen und dem davon getrennten, eigentlichen Befruchtungsvorgange zwischen den Befruchtungsschläuchen und den Befruchtungskugeln. Unter allen bekannten Befruchtungsvorgängen scheint er sich noch am meisten an jenen sonderbaren Befruchtungsvorgang von *Dudresnaya*<sup>1)</sup> anzuschliessen, der bisher ganz isolirt zu stehen schien. Beide haben das Gemeinsame, dass nach der ersten Copulation erst die wahren Befruchtungsschläuche entstehen, die als Träger des Befruchtungsstoffes denselben auf die der Samenbildung dienenden Zellen übertragen. In beiden Fällen zerlegt sich der Befruchtungsvorgang gleichsam in zwei getrennte Acte.

Noch näher an *Dudresnaya* würde der Befruchtungsvorgang von *Saproleghia* und *Achlya* herantreten, sollte meine oben geäußerte Vermuthung von einer Copulation der Spitzen der Befruchtungsschläuche mit an den Oosporen vorgebildeten Papillen sich doch noch bewahrheiten.

---

### III. Ueber *Dictyuchus* Leitg. und *Diplanes* Leitg. und die generische und specifische Abgrenzung der Saprolegnieen-Formen überhaupt.

Im Anschluss an die vorhergehenden Mittheilungen lasse ich hier noch einige Notizen zur Systematik der Saprolegnieen und einige Bemerkungen über die Keimung ihrer Oosporen folgen.

Die Zusammenfassung mehrerer bisher unterschiedener Arten von *Saprolegnia* und *Achlya* in eine einzige ergibt sich als unmittelbare Nothwendigkeit aus der Darstellung ihrer Sexualitätsverhältnisse, denn die auf dem Vorhandensein oder Fehlen der Nebenäste gegründeten Species müssen nothwendig eingezogen werden. In dieselbe Species gehören daher sowohl Formen mit als Formen ohne Nebenäste; allein die beiden am häufigsten vorkommenden Arten mit polysporischen Oogonien, die bereits mehr-

---

1) Bornet et Thuret. Recherches sur la fécondation des Floridées. Ann. d. sc. nat. 5e série. Tome VII.



fach erwähnte *Saprolegnia ferax* und die *Achlya prolifera*, zeigen auch noch einen weiteren Spielraum in Bezug auf den Ort und das Auftreten der Nebenäste.

Diese erscheinen nicht nur in der Nähe der Oogonien als wahre Nebenäste der Oogonien, sondern auch an beliebigen Stellen der Stämme als isolirte männliche Aeste (n. n. 1. XVII, n. 1. 4. XVIII) und diese können wieder, wie bereits erwähnt, an ihren Spitzen freie Antheridien bilden (XVIII, 4. n., 6, 7, 8) oder — was auch von den wahren Nebenästen gilt — zu längeren und sich verzweigenden Schläuchen auswachsen (XVII, 4 n'), die weit von ihrem Ursprunge sich an Oogonien anlegen und Antheridien bilden können. Auch kommt es hin und wieder vor, dass diese auswachsenden Nebenäste sich an irgend einer Stelle abgliedern und dann völlig frei zwischen den weiblichen Pflanzen sich ausbreiten. Es ist oft nicht möglich den entfernten Ursprung dieser männlichen Aeste aufzufinden und es wird in vielen Fällen ganz ungewiss, ob die männlichen Schläuche, welche so häufig, zwischen den weiblichen Pflanzen vorkommen (XVIII, 1; s.) und diese oft Schlingpflanzen ähnlich in zahlreichen Windungen umwachsen, von solchen isolirten männlichen Aesten abstammen oder vielmehr selbständige männliche Pflanzen darstellen.

Hiermit verbindet sich ferner häufig noch ein anderes gleichfalls nicht völlig aufgeklärtes Verhältniss.

Bei den Formen mit sparsamen Nebenästen findet man gleichfalls in zahlreichen Fällen dennoch die Oogonien von Antheridien dicht besetzt, deren Zusammenhang mit männlichen Schläuchen oder Nebenästen nicht nachweisbar ist, die aber selbst wieder kürzere oder längere, fortwachsende Zweige aussenden können (XVII, 2). Es liegt wohl nahe anzunehmen, dass sie die Enden obliterirter, männlicher Aeste darstellen, allein nur hier und da lassen sich Spuren eines solchen Ursprungs wirklich auffinden und das gewöhnlichere Verhalten legt für viele dieser Antheridien die Vermuthung nahe, dass sie kleine Pflanzen selbständigen Ursprungs sind, die sich hier angesetzt haben. Aehnliche Vorkommnisse habe ich in einem früheren Aufsätze angedeutet. Der directe Beweis hierfür liess sich in beiden Fällen noch nicht mit Sicherheit beibringen.<sup>1)</sup>

1) Ich sah öfters Schwärmsporen sowohl nach ihrem Austritt, als noch in den Sporangien bei der Keimung nur kurze Schläuche treiben (XX. 1 siehe die Erklärung der Abbildung), welche sich an ihrer Spitze öffneten und den Inhalt in Form kleiner Zellchen entliessen. Sollten diese vielleicht die Androsporen darstellen, aus welchen jene ansitzenden Antheridien hervorgehen?

Alle diese beschriebenen Verhältnisse bedingen jedoch, wie ich wiederholt bemerke, keine Speciesunterschiede, sondern können bei einigen Arten nachweisbar nebeneinander auftreten.

Auch die Gattungsmerkmale der Saprolegnien sind noch nicht genügend festgestellt.

Gegen die Gattungen *Diplanes* Leitg. und *Dictyuchus* Leitg. hege ich gegründete Bedenken.

Die Häutung der Zoosporen erscheint bei den Saprolegnien von ganz untergeordneter Bedeutung, denn sie ist ein sehr wechselnder Character, der bei *Saprolegnia ferax* in dem einen Rasen eintritt, in den andern fehlt. Bestimmte Differenzen in der Entwicklung der Keimlinge der unmittelbar keimenden und der sich häutenden Zoosporen treten nicht hervor; wenigstens habe ich sie bis jetzt vergeblich gesucht. Uebrigens erfolgt die Häutung selbst unter wechselnden Formen. Sie ist bald eine vollkommene unter Bildung einer neuen, aus der entleert zurückbleibenden Hülle ausschlüpfenden, frei beweglichen Zoospore; bald eine unvollkommene, bei welcher der aus der primären Hülle hervortretende Inhalt nicht als bewegliche Zoospore ent schlüpft, sondern unmittelbar nach seinem Austritt keimt. Man findet deshalb in überwiegend zahlreichen Fällen die entleerte Zoosporenhülle unmittelbar an dem entstandenen Keimlinge haften (XX, 2). Auch Cornu erklärt sich gegen die Gattung *Diplanes* und hierin stimme ich mit ihm völlig überein. Ebenso findet auch bei *Leptomitus brachynema*, wie ich bereits früher angeführt habe, Häutung der Zoosporen neben unmittelbarer Keimung derselben statt.

Allein auch die Gattung *Dictyuchus* ist meiner Meinung nach unhaltbar. Sie wurde bekanntlich auf die Existenz der sogenannten Zellnetzsporangien gegründet. Ich habe schon in meinem wiederholt angeführten Aufsätze nachgewiesen, dass die Zellnetzsporangien sowohl bei *Achlya* als bei *Saprolegnia* an demselben Faden auftreten, an welchem die gewöhnlichen *Achlya*- oder *Saprolegnia*-Sporangien vorkommen.

Diese Angabe ist trotz meiner genauen und deutlichen Zeichnung des Verhältnisses vielfach angegriffen worden; die einen, die wenig Erfahrung in diesem Gebiete besitzen, haben dieselbe kurzweg als unrichtig betrachtet und die bestimmte Zeichnung, die ich davon gegeben habe, für irrtümlich erklärt.

Auch Cornu nennt die von mir beobachteten Zellnetzsporangien „falsche Zellnetzsporangien“. Unregelmässige Entleerungen der

Sporangien sind nämlich, wie Jeder weiss, auch bei *Saprolegnien* und *Achlyen* eine sehr häufige Erscheinung. Die von mir erwähnten und von Cornu sogenannten „falschen“ Zellnetzsporangien sollen nun von den Hüllen der Zoosporen herrühren, die bei unvollständigem, gehindertem Austritte in den Sporangien zurückbleiben. Auch Cornu hält daher, ebenso wie Lindstädt und andere das Genus *Dictyuchus* von Leitgeb für wohl begründet.

Dem gegenüber wiederhole ich nun, dass ich seit meinen ersten Beobachtungen in zahlreichen Fällen mich von der Richtigkeit meiner thatsächlichen Angaben zu überzeugen Gelegenheit hatte. Es liegt hier meinerseits weder ein Irrthum noch eine Verwechslung vor; sondern eine Unkenntniss der Erscheinung, um die es sich hier handelt, auf Seiten derer, die meinen Angaben widersprechen oder sie beliebig deuten wollen.

Die Coexistenz der *Dictyuchus*-Sporangien mit *Saprolegnia*- und *Achlya*-Sporangien ist übrigens durchaus nicht einmal ein ganz vereinzeltes Vorkommen, welches nur hier und da zufällig auftritt. Vielmehr habe ich dasselbe wiederholt ziemlich zahlreich bei 3 Species, nämlich bei *Achlya polyandra*, *Achlya racemosa* und *Saprolegnia ferax* angetroffen.

Bei *A. polyandra* und *A. racemosa* sind — wenn auch durchaus nicht constant — häufig gerade die ältesten Sporangien eines Fadens Zellnetzsporangien, während die jüngeren desselben Fadens *Achlya*-Köpfchen bilden (XXII, 1, 3). In einem einzigen Rasen von *A. polyandra* habe ich etwa 20 derartige Fälle gezählt. — Diese Zellnetzsporangien sind aber, wie ich gleichfalls nur einfach zu wiederholen brauche, ganz normale Zellnetzsporangien mit völlig geschlossenen Enden (XXII, 3a) und ihre Zoosporen schlüpfen ganz ebenso aus, wie die Zoosporen von *Dictyuchus monosporus* Leitg. und lassen ein das Sporangium völlig ausfüllendes Netz zurück<sup>1)</sup>. Dass hierbei neben den normalen, auch verschiedene Hemmungs-Erscheinungen eintreten können, ist selbstverständlich.

Die offenbaren Abortivzustände der Sporangien bei *Achlya* und *Saprolegnia*, bei welchen die Zoosporen nur unvollständig hervortreten und zum grossen Theile in dem Sporangium zurück-

1) Ausserdem können, wie die Fig. 3a Taf. XXII. zeigt, die aus den *Dictyuchus*-Sporangien austretenden Zoosporen sich noch, nachdem sie ausgetreten sind, häuten und ihre Hüllen leer zurücklassen. Es scheint daher die Häutung an derselben Spore, je nachdem, sich mehrfach wiederholen zu können oder auch nicht.

bleiben, sind ohne Frage Zwischenzustände zwischen der typischen Sporangienbildung und den Zellnetzsporangien; dies gilt aber nicht bloss für die accessorischen Zellnetzsporangien der Achlya- und Saprolegnia-Formen, sondern ganz ebenso für die beständigen Zellnetzsporangien des sogenannten Dictyuchus und jene Abortivzustände unterstützen nur den Schluss, der aus der Coexistenz der Zellnetzsporangien mit Achlya-Köpfchen und Saprolegnia-Sporangien gefolgert werden muss. Beide Erscheinungen zeigen nur, dass hier geringe Schwankungen in der Bildungsweise der Zoosporen innerhalb derselben Species eintreten können. Diese erscheinen hier und da zwar strenger an besondere Formen der Pflanze gebunden, begründen jedoch weder Species noch Gattungscharactere, stellen überhaupt nur verschiedene Stufen desselben Entwicklungsganges in der Sporangienbildung der zugehörigen Art dar. Uebrigens ist dies Verhältniss ja nicht ohne Analogie bei anderen Gewächsen mit Schwärmsporenbildung. Diese erleidet in vielen Fällen untergeordnete Abweichungen, die als Gattungs- und Species-Merkmale unbrauchbar, dennoch innerhalb der Species selbst bestimmte Formen characterisiren. Als das bekannteste Beispiel führe ich nur das Verhältniss der multiloculären und uniloculären Sporangien der Phaeosporeen an. Auch hier vermischt sich, ähnlich wie bei den Abortivzuständen der Achlya-Sporangien, die scharfe Trennung der beiden den Dictyuchus- und Saprolegnia-Sporangien entsprechenden Typen der Sporangienbildung in einzelnen niedrigen Formen — so bei einigen Arten der Gattung Ectocarpus und Sphacelaria — und es treten auch hier Zwischenzustände auf, welche die Bestimmung, ob in dem besonderen Falle multiloculäre oder uniloculäre Sporangien vorliegen, geradezu unmöglich machen<sup>1)</sup>. Dies beweist nur die secundäre Bedeutung, die diesen Characteren zukommt. Die Heranziehung der Phaeosporeen für die Beurtheilung dieser Zustände bei den Saprolegnieen könnte zwar wegen der entfernten Stellung im System vielleicht Bedenken erregen, allein es handelt sich ja bei der Vergleichung hier um Entwicklungsvorgänge, die offenbar in beiden Reihen morphologisch vollkommen gleichwerthig sind.

Ich betrachte daher die Dictyuchus- und Diplanes-Formen nur

---

1) Das Nähere hierüber siehe in meinem Aufsatz „über den Gang der morphologischen Differenzirung in der Sphacelarien-Reihe“. Abhandlungen der Königl. Acad. d. Wiss. zu Berlin vom Jahre 1873.

als ein Beispiel auftretender Dimorphie der Zoosporenbildung bei den Saprolegnieen und daher nur als eine zweite Form der Achlya- und Saprolegnia-Species, zu denen sie gehören. Es ist mir trotz vieler Versuche bisher noch nicht gelungen die Bedingungen festzustellen, die die Erzeugung jeder der beiden Formen dieser Arten bestimmen. Allein dasselbe gilt wieder für die dimorphen Formen gewisser Phaeosporeen-Arten, deren gegenseitige genetische Beziehungen gleichfalls völlig unbekannt sind.

In wie weit endlich eine ähnliche Dimorphie bei anderen Saprolegnieen-Gattungen nachweisbar ist, darüber liegen mir bisher nur Andeutungen vor, die noch einer weiteren Bestätigung bedürfen.

Andere meiner Ansicht nach unhaltbare Gattungen und Arten sind bei den Saprolegnieen gleichfalls auf Charactere, die nur den Werth untergeordneter und inconstanter Abweichungen besitzen, gegründet worden.

Die Formen der Reproductionsorgane zeigen bei allen Saprolegnieen eine bald grössere bald geringere Variabilität. Namentlich trifft dies für die Gestalt der Sporangien zu. Im Allgemeinen kann man wohl sagen, dass die Oogonien sich in ihrer Gestalt typisch der Kegelform; die Sporangien dagegen der Cylinderform nähern. Allein beide Organe können alle denkbaren Zwischenstufen beider Formen annehmen. Es giebt hierin gar keine Grenze und diese Unterschiede deuten keinerlei Speciesdifferenzen an. Nur soviel lässt sich mit einiger Sicherheit sagen, dass einzelne Species in der Erhaltung der den Reproductionsorganen typischen Gestalten constanter scheinen, als andere.

Dazu kommt ein zweiter Umstand, der soweit meine Untersuchungen reichen, gleichfalls bei allen Species eintreten kann und der füglich als eine Hemmungsbildung in der Entwicklung der Sporangien bezeichnet werden darf.

Bekanntlich werden bei Saprolegnia und Achlya die Sporangien nacheinander angelegt und entleeren sich in normalen Fällen sogleich nach ihrer Bildung in der Reihenfolge ihrer Entwicklung. Es ist, abgesehen von vereinzeltten Fällen interstitieller Anlage von Reproductionsorganen, im gewöhnlichen Verlaufe stets das unmittelbar unter einer vorhandenen Sporangium-Anlage befindliche Schlauchstück, welches eine neue Sporangium-Bildung einleitet; bei Saprolegnia, indem es später durch das entleerte Sporangium hindurchwächst; bei Achlya indem es schon früher seitlich neben

demselben vorbeiwächst<sup>1)</sup> (XXII, 1). Man kann daher in beiden Fällen sagen, dass die Schläuche nach beendigem Längenwachstum, gleichsam ihre einzelnen Stücke in der Reihenfolge von oben nach unten zur Sporangium-Bildung verwenden. In gewissen Fällen nun geschieht dies in der That unmittelbar, indem die einzelnen Schlauchstücke selbst ohne auszuwachsen zu Sporangien werden (XXII, 3). So entstehen bei *Achlya* und *Saprolegnia* jene bekannten Reihen-Sporangien, die ich bereits in meinem ersten Aufsatze über die *Achlya prolifera*<sup>2)</sup> erwähnte und abgebildet habe. Sie zeigen in ihrer Gestalt alle möglichen Zwischenstufen zwischen der Kugel- und Cylinderform, verbunden hin und wieder mit mancherlei auffallenden, aber unwesentlichen Abweichungen in der Gestalt der Ausführungsanäle für die Zoosporen und in der Beschaffenheit und dem Verlaufe ihrer Wandungen. In ihrer Weiterentwicklung können sie gleichfalls ein sehr verschiedenes Verhalten befolgen, zeigen aber stets eine grössere oder geringere Hemmung oder doch Unterbrechung ihres Entwicklungsganges. Wenn ihr Inhalt sich in Schwärmsporen umbildet, so geschieht dies immer verspätet im Verhältniss zur Zeit ihrer Anlage und im Vergleich mit dem normalen Verlaufe.

Meist aber unterbleibt bei ihnen die Schwärmsporenbildung ganz und sie wachsen entweder sofort vorzugsweise an ihren Basalflächen oder doch in der Nähe derselben in Aeste aus (XXII, 4. 5) oder bleiben zunächst steril. In beiden Fällen isoliren sie sich später, indem die Reihen in die einzelnen Sporangien zerfallen. Es können hierbei die seltsamsten Formen entstehen, indem die verzweigten Fäden sich vollständig in verschieden abgegrenzte Stücke, die bald auswachsen und neue Sporangien bilden, bald längere Zeit steril bleiben, auflösen. Die Wiedergabe auch nur einiger dieser Formen würde ganze Tafeln füllen. Sie sind nicht Character einer besonderen Species, sondern kommen z. B. bei *Saprolegnia ferax*, *Achlya polyandra* und *Achlya racemosa* vor und können offenbar ganz in derselben Weise, wie es abgelöste Fadestücke, die sich an ihren Enden abgegrenzt haben, bei den Sapro-

---

1) Dieselbe Differenz tritt wiederum bei den uni- und multiloculären Sporangien der Phaeosporeen auf. Ebenfalls nur bei den uniloculären Sporangien findet dort ein Durchwachsen der Fäden statt. Auch dies spricht für die morphologische Identität dieser Bildungen trotz der verwandtschaftlichen Ferne der Formen.

2) Nova Acta Vol. XXIII. P. I. Taf. 50.

legnieen gleichfalls thuen, zur Vermehrung der Pflanze beitragen. Sie aber deshalb mit Walz <sup>1)</sup>, der sie Conidien nennt, für besondere Fortpflanzungsorgane zu erklären, scheint mir unthunlich, da sie in allen Fällen ihren Character als ursprüngliche Sporangien-Anlagen nicht verkennen lassen und da, wie eben erwähnt, auch irgend welche andere, beliebige Stücke der Schläuche in ähnlicher Weise die Pflanze reproduciren können.

Noch weniger aber ist es gerechtfertigt, wie dies Lindstädt <sup>2)</sup> will, auf diese veränderten Sporangien, die bei allen Arten auftreten können, besondere Species zu gründen. Ich bezeichne sie als Reihen- und Dauer-Sporangien.

Dieselbe Erscheinung von Dauer- und Reihen-Sporangien tritt auch bei den Pythien auf. Nicht nur bei entophytischen, sondern auch bei solchen, die sich von ihrem Substrat frei erheben. So bei einem Pythium, welches mir mit dem *Pythium utriforme* Cornu <sup>3)</sup> nahe verwandt scheint, vielleicht identisch mit demselben ist. Durch eigenthümliche Vorkommnisse wiederholter Durchwachsungen und Füllungen der Sporangien mit gleichzeitiger Unterdrückung der Zoosporenbildung entstehen hier häufig statt der Reihensporangien sogar mächtigere, zusammenhängende Sporangien-Aggregate von langer Dauer. Es ist zweifellos, dass diese Erscheinungen neben der Bildung isolirter und sich in normaler Weise entleerer Sporangien vorkommen und hier den gleichen Werth, wie die in ihrer Entwicklung gehemmten Dauer-Sporangien bei den Achlyen und Saprolegnien besitzen. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass die von Schenk <sup>4)</sup> zuerst beschriebenen Achlyogeton- und Myzocyttium-Formen gleichfalls nur entophytische Achlyen und Pythien darstellen, welche Reihen-Sporangien gebildet haben. Doch muss diese Vermuthung noch durch weitere Untersuchungen geprüft werden.

Bei diesen Betrachtungen über die richtige Abgrenzung der verschiedenen Saprolegnien-Grenzen musste sich natürlich auch die Frage nach einem möglichen Zusammenhange von Achlya und

1) Bot. Zeitg. 1870, pag. 556.

2) Synopsis der Saprolegnien, Seite 25 u. f.

3) a. a. O. S. 13. Ich hatte diese Form in meinen Notizen als *Pyth. laterale* bezeichnet wegen der unregelmässigen, meist seitlichen Stellung der langen Ausführungsgänge der Zoosporen.

4) Verhandlungen der phys. med. Gesellsch. zu Würzburg vom Jahre 1857. Bd. IX, pag. 12, ferner „Ueber das Vorkommen contractiler Zellen im Pflanzenreiche“, pag. 10 und Bot. Zeit. 1859 Tab. XIII.

*Saprolegnia* aufdrängen. Nach äusserst zahlreichen Versuchen glaube ich dieselbe verneinen zu müssen. Die Erscheinungen, die man bei den gewöhnlichen Culturen beobachtet, können zu mancherlei Zweifel hierüber Veranlassung geben, gewähren aber keinen sicheren Aufschluss. Allein ich habe zu diesem Zwecke eine sehr grosse Anzahl besonderer Cultur-Versuche mit sorgfältig isolirten Achlyaköpfchen angestellt; diese wurden mit grosser Vorsicht noch vor dem Ausschlüpfen der Zoosporen von dem entleerten Sporangium, vor dem sie lagen, abgehoben und genügend geschützt auf den verschiedensten Substraten im abgeschlossenen, feuchten Raume oder unter Wasser erzogen.

Beiläufig will ich bemerken, dass es bei diesen Culturen im feuchten Raume gelingt wahre Luft-Saprolegnieen zu erziehen. Diese Schläuche erheben sich von dem Substrat — z. B. Schweinblase — wenn dasselbe eben nur angefeuchtet wird oft senkrecht in die Höhe und wachsen mehrere Linien frei in die Luft empor; allein ich habe diese Luftschläuche niemals fructificirend gefunden; reichlich fructificiren dagegen diejenigen Schläuche, die von demselben Substrat horizontal auf dem Objectträger weiter wachsen und die daher zwar nicht unter Wasser befindlich sind, aber doch von Feuchtigkeit mehr umspült werden. Es entstehen hierbei sowohl alle möglichen normalen und abnormen Sporangien, als auch normale Oogonien und Oosporen.

Bei diesen verschiedenen Culturen nun, bei welchen theils sehr kräftige normal fructificirende, theils sehr kümmerliche Pflanzen erzogen wurden, traten alle denkbaren Abortivzustände von Achlya- und Zellnetz-Sporangien, niemals dagegen mit Evidenz normale *Saprolegnia*-Sporangien auf.

Zu diesem immerhin bemerkenswerthen, negativen Resultate tritt ferner ein directerer Beweis hinzu, welcher in den Austrittserscheinungen der Zoosporen bei der Keimung der Oosporen liegt.

Ueber diesen Punkt ist bisher nichts Näheres bekannt. Es wird nur angegeben, dass die Oosporen der Saprolegnieen sowohl schlauchartig keimen, als auch unmittelbar Zoosporen bilden können. Wie im letzteren Falle aber die einzelnen Genera sich verhalten, die hierbei, wenn sie wirklich verschiedene Genera repräsentiren, doch nothwendig bedeutende Unterschiede zeigen müssen, darüber fehlt jede Andeutung. Ich lasse deshalb noch einige vollständigere Keimungsbeobachtungen folgen, die wenn auch theilweise Bekanntes wiederholt werden muss, doch nicht ohne Interesse sein dürften.



Die Rückbildungserscheinungen, welche im Inhalte der Sporen jeder Keimung vorangehen, veranlassen hier zunächst das Verschwinden des mittleren Oeltropfens und jenes sonderbaren Fleckes im Protoplasma, von welchem bereits früher die Rede war (XX, 7—11). Die hiermit zusammenhängende, gleichmässigeren Verbreitung des Protoplasma zeigt von nun an in der an Umfang zunehmenden Spore nur die gewöhnliche, normale Anordnung. Bei dieser Vergrösserung verschwindet aber häufig jede Andeutung der früher oft deutlich hervortretenden Differenzirung von Exosporium und Endosporium. Nun beginnt die Spore an einer beliebigen Stelle schlauchartig auszuwachsen (XXI, a in Fig. 1. u. 3). Gewöhnlich, wenn die Spore vorher nicht bedeutend an Grösse zugenommen hat, erfolgt dieses Wachsthum durch Verlängerung des Endosporium unter deutlicher Durchbrechung des Exosporium (XX, 5. 6., XXI, 11 u. s. w.). Dagegen erscheint die Verlängerung als eine einfache Fortsetzung der ganzen Oosporenmembran in den Fällen, wenn bei der vorhergehenden Vergrösserung der Oospore jede Differenzirung von Exosporium und Endosporium schon vorher verschwunden war.

Die Unterscheidung der beiden Membran-Schichten der Oosporen ist ferner auch nicht möglich bei der Keimung jener parthenogenetischen Sporen, die schon kurz nach ihrer Bildung wieder keimen, da bei diesen jungen Oosporen die Erscheinungen der Reifung, welche die Differenzirung der Membran und die bereits früher geschilderten Umänderungen im Inhalte hervorrufen, noch gar nicht eingetreten sind. Dagegen kommt es in Fällen, wo die Differenzirung zwischen Exosporium und Endosporium sehr scharf ausgesprochen ist, wieder vor, dass der ganze Inhalt der Oospore vom Endosporium umgeben aus dem Exosporium frei hervortritt und das letztere — Diplanes-artig — als leere Hülle zurückbleibt. Beobachtet habe ich diesen Fall bei *Saprolegnia ferax* (XXI, 5. 12). Diese Eigentümlichkeiten, die an den Membranen der Spore hervortreten können, bedingen schon einige auffallende Verschiedenheiten bei der Keimung. Wichtiger jedoch sind die Unterschiede, welche bei dem weiteren Verhalten der Keimschläuche sich zeigen.

Bei der einen Form der Keimung bildet der Keimschlauch auswachsend gewöhnliche, nur kleinere, ganz unverzweigte oder schwach verzweigte Pflänzchen, deren Spitzen in Sporangien umgewandelt werden (XX, 3—6; XXI, 1. 4. 11. 13).

Bei *Saprolegnia ferax* habe ich das weitere Verhalten dieser Sporangien und der in ihnen gebildeten Zoosporen sehr schön

verfolgen können. Die Sporangien bilden ihre normale Austrittsöffnung, öffnen sich, entlassen die frei und isolirt hervortretenden Zoosporen und werden ihrerseits wieder von dem Tragschlauche durchwachsen (XX, 3f.); alles ganz wie dies für *Saprolegnia* typisch ist. Bei *Achlya polyandra* und *Achlya racemosa* dagegen habe ich bis jetzt die entstandenen Keimschläuche nur bis zur Bildung der Sporangien aber noch nicht bis zur Bildung und Entleerung ihrer Zoosporen verfolgen können (XXI, 1. 13).

Bei der zweiten Form der Keimung wächst dagegen der Keimschlauch nicht zu einer Pflanze aus; er wird selbst zu einem Sporangium, welches sehr bald die charakteristische Austrittsöffnung bildet und die im Inneren erzeugten Zoosporen hervortreten lässt (XXI, 2. 3. 6. 7. 8. 9. 10).

Bei der *Saprolegnia ferax* treten diese frei und isolirt hervor (XXI, 6. 7. 8. 9) und können sich gleichfalls entweder häuten [Diplanes-Form] (XXI, 10 a.) oder nicht [Saprolegnia-Form].

Bei *A. polyandra* habe ich diese zweite Form der Keimung bisher nicht finden können, wohl aber bei *Achlya racemosa*. Die Bildung der kleinen Sporangien aus der Oospore erfolgt wie bei *Saprolegnia*, allein die Zoosporen sammeln sich genau so, wie es für *Achlya* typisch ist, vor der Oeffnung des Sporangium in einer Hohlkugel an (XXI, 2. 3) und entschlüpfen später mit Zurücklassung ihrer leeren Hüllen.

Die meisten älteren und auch neueren Angaben über Keimung der Oosporen gehen über die Beobachtung ihrer Anfänge nicht hinaus. Sie begnügen sich mit der Constatirung der Verlängerung der Oospore zu einem kürzeren Schlauche. Dies gilt namentlich für alle Beobachtungen über Keimung, die andere Gattungen, als die Gattung *Saprolegnia* betreffen. Nur bei *Saprolegnia* sind beide Formen der Keimung schon früh von mir und von Cienkowsky<sup>1)</sup> gesehen worden. Die obige Darstellung der Keimung von *Achlya racemosa* weist nun auch für die Gattung *Achlya* die Erhaltung

1) Beide Beobachtungen von Cienkowsky (Bot. Zeit. 1855) und von mir (Nova Acta Vol. XXIII.) betreffen trotz der älteren Bezeichnung der Pflanze als „*Achlya prolifera*“ offenbar nur die parthenogenetische Form der *Saprolegnia ferax*. Auch Cornu hat neuerdings nur die eine Form der Keimung bei *Saprolegnia* vollständiger beobachtet. Die Schlauchkeimung hat er nur in ihren Anfängen gesehen. Für andere Gattungen ist er gleichfalls hierüber nicht hinausgekommen. Was namentlich die Gattung *Pythium* betrifft, so erinnere ich mich sehr genau die zweite Form der Keimung gleichfalls gesehen zu haben. Cornu wie immer gern bereit meine Angaben über Thatsachen, die

ihrer eigenthümlichen Zoosporenentleerung bei der Keimung der Oosporen nach. Es darf verlangt werden, dass bei der Feststellung anderer Gattungen zum mindesten dieser Punct vorher entschieden und die Erhaltung der Gattungsmerkmale an den Keimlingen der Oosporen direct nachgewiesen werde.

Die Oosporen keimen bekanntlich häufig schon innerhalb der Oogonien. Nur bei den Formen mit zarter Oogoniummembran können die Keimschläuche hierbei die Oogoniummembran durchbrechen. Dies geschieht z. B. bei *Achlya polyandra*. Bei *Saprolegnia ferax* treten die Keimschläuche durch die Löcher der Oogoniummembran hindurch (XXI, 4). Bei *Achlya racemosa* dagegen, welche Pflanze dicke Oogoniummembranen und keine Löcher besitzt, suchen die Keimschläuche sich ihren Ausgang durch die zufälligen Oeffnungen, die bei dem Obliteriren der Antheridien entstehen (XXI, 2) oder treten gewöhnlicher — an den abgefallenen Oogonien — durch deren nun offene Ansatzstellen an dem ehemaligen Träger hervor (XXI, 1. 3).

Es ist schwer zu sagen, ob die verschiedenen Formen der Keimung irgend eine Beziehung zum Entwicklungsgange der Art haben. Die Oosporen desselben Oogoniums können sich in dieser Beziehung verschieden verhalten, indem die eine schlauchartig keimt, während die andere zum Sporangium wird. Schon aus der alten Abbildung bei Cienkowsky wird dieses deutlich. Ich selbst habe dies sowohl bei der rein parthenogenetischen Form von *Saprolegnia ferax*, als bei der rein monöcischen Form der *Achlya racemosa* gesehen. Es scheint demnach die Befruchtung hierauf ohne Einfluss; doch will ich bemerken, dass die parthenogenetischen Oosporen, wenn sie — wie bereits früher erwähnt — schon kurz nach ihrer Bildung, also vor Eintritt ihrer Reifung keimen nach meinen bisherigen Beobachtungen nur die schlauchartige Form der

---

er nicht kennt, für Irrthümer zu halten, behauptet auch hier, dass dies nicht wahr sei, und dass die zweite Form der Keimung bei *Pythium* nicht existirt. Mit etwas mehr Geduld würde er sich von dem Gegentheile überzeugt haben. — Hierüber behalte ich mir späetere genauere Mittheilungen vor; ich will jedoch gleich hier erwähnen, dass mir die Selbständigkeit der Gattung *Pythium* zweifelhaft geworden ist und dass ich vermüthe, dass sie gleichfalls nur eine Nebenform der kleineren Achlyen und Saprolegnien darstellt. Ohne hierauf weiter einzugehen, verweise ich diejenigen, die mit diesen Pflanzen bekannt sind, nur auf die *Saprolegnia* De Baryi Walz, die ja die äusseren Charaktere von *Saprolegnia* und *Pythium* augenscheinlich verbindet. Aehnliche Erfahrungen liegen mir noch in anderen Fällen vor und hierbei würden die genauen Vorgänge bei der Keimung der Oosporen von *Pythium* wesentlich mit in Betracht kommen.

Keimung zeigen. Befruchtete Oosporen wieder habe ich, wie bereits erwähnt, niemals vor Eintritt der Reifung keimen sehen.

Diese kurzen und vorläufigen Bemerkungen zur Systematik der Saprolegnien werden genügen, um zu zeigen, wie schwierig in dieser Familie die Abgrenzung der Genera und Species ist. Zu einer umfassenden, monographischen Bearbeitung der ganzen Familie fehlen bisher meiner Meinung nach noch die nöthigsten Daten und eine kritiklose Zusammenstellung der für die Genera und Species aufgestellten Charactere kann nur diejenigen befriedigen, welche die Formen nicht aus eigener, gründlicher Untersuchung kennen.

Die Resultate meiner hier dargelegten neuen Untersuchungen über die Saprolegnien mögen hier endlich noch zum Schlusse in einige Sätze kurz zusammengefasst folgen:

- I. Der männliche Geschlechtsapparat der Saprolegnien wird in der ganzen Familie in wesentlich gleichartiger Weise von den bekannten, an die Oogonien herantretenden oder ihnen ursprünglich schon anliegenden Antheridien gebildet.
- II. Diejenigen Saprolegnien, welchen sowohl männliche Aeste als anliegende Antheridien fehlen, sind nicht — wie man bisher annahm — besondere Arten mit abweichendem Befruchtungsacte, sondern parthenogenetische Formen, deren Befruchtungskugeln ohne Befruchtung reifen und keimen.
- III. Es existirt bei den Saprolegnien nur eine Art von Befruchtungskugeln; d. h. die sich parthenogenetisch entwickelnden und die später befruchteten sind identisch und zeigen keinerlei ursprüngliche Differenz. Die parthenogenetisch entstandenen Oosporen keimen aber früher und leichter als die befruchteten.
- IV. Der eigentliche Befruchtungsvorgang der Saprolegnien geht mit alleiniger Ausnahme der niedrigsten Glieder der Familie über die einfache Copulation hinaus. Er ist ein combinirter Act, zusammengesetzt aus einer Copulation der Antheridien mit eigenthümlichen, in vielen Fällen nur rudimentären, weiblichen Copulations-Warzen oder Copulationsästen und dem davon getrennten, eigentlichen Befruchtungsvorgange zwischen Befruchtungsschläuchen und Befruchtungskugeln.
- V. Eine Reihe untergeordneter Eigenthümlichkeiten bei der Bildung und Entleerung der Zoosporen, die zu Gattungsmerkmalen erhoben worden sind, begründen weder generische

noch spezifische Differenzen, sondern sind Andeutungen einer bei einigen Species auftretenden, bald mehr bald weniger constanten Dimorphie, die sich in den verschiedenen Reifungsstadien der Zoosporenentwicklung ausspricht.

- VI. Ebenso können die verschiedensten Formen der Geschlechtervertheilung bei derselben Species auftreten. Sie sind daher gleichfalls nicht als Species-Charactere verwendbar.

### Erklärung der Abbildungen.

(Die Zeichnungen sind nach der Natur theils von meinem Assistenten Herrn Dr. Vöchting, theils von mir entworfen worden).

**Taf. XVII.** *Achlya polyandra* rein- und gemischt-parthenogenetische Formen mit gänzlich (Fig. 3. 5) oder mehr oder weniger (Fig. 1. 4) unterdrückten männlichen Aesten. (Vergr. von 1. 3. 4 =  $110\times$ . 2 =  $160\times$ . 5 =  $180\times$ . 6 =  $320\times$ .)

Fig. 1. m. m. m. männliche Aeste der *Achlya polyandra* der Pflanze Figur 1, die sich an das Oogonium (o) einer dazwischen wachsenden *Achlya racemosa* angelegt haben. Sie bilden hier Antheridien und beginnen, mit den weiblichen Befruchtungswarzen dieses Oogonium's copulirt, eine Bastardirung.

Fig. 6. Stellt den entsprechenden Theil der Fig. 3 bei o stärker ( $320\times$ ) vergrößert dar.

### Taf. XVIII.

Fig. 1—4. ( $110\times$ ) Formen der *Achlya polyandra* mit zum Theil männerlosen Oogonien und solchen, deren männliche Aeste verschiedenen Ursprungs sind.

n. n. Fig. 1 und 4 freie männliche Aeste, die sich an kein Oogonium anlegen; s. Fig. 1 eine männliche Pflanze oder ein isolirter männlicher Ast.

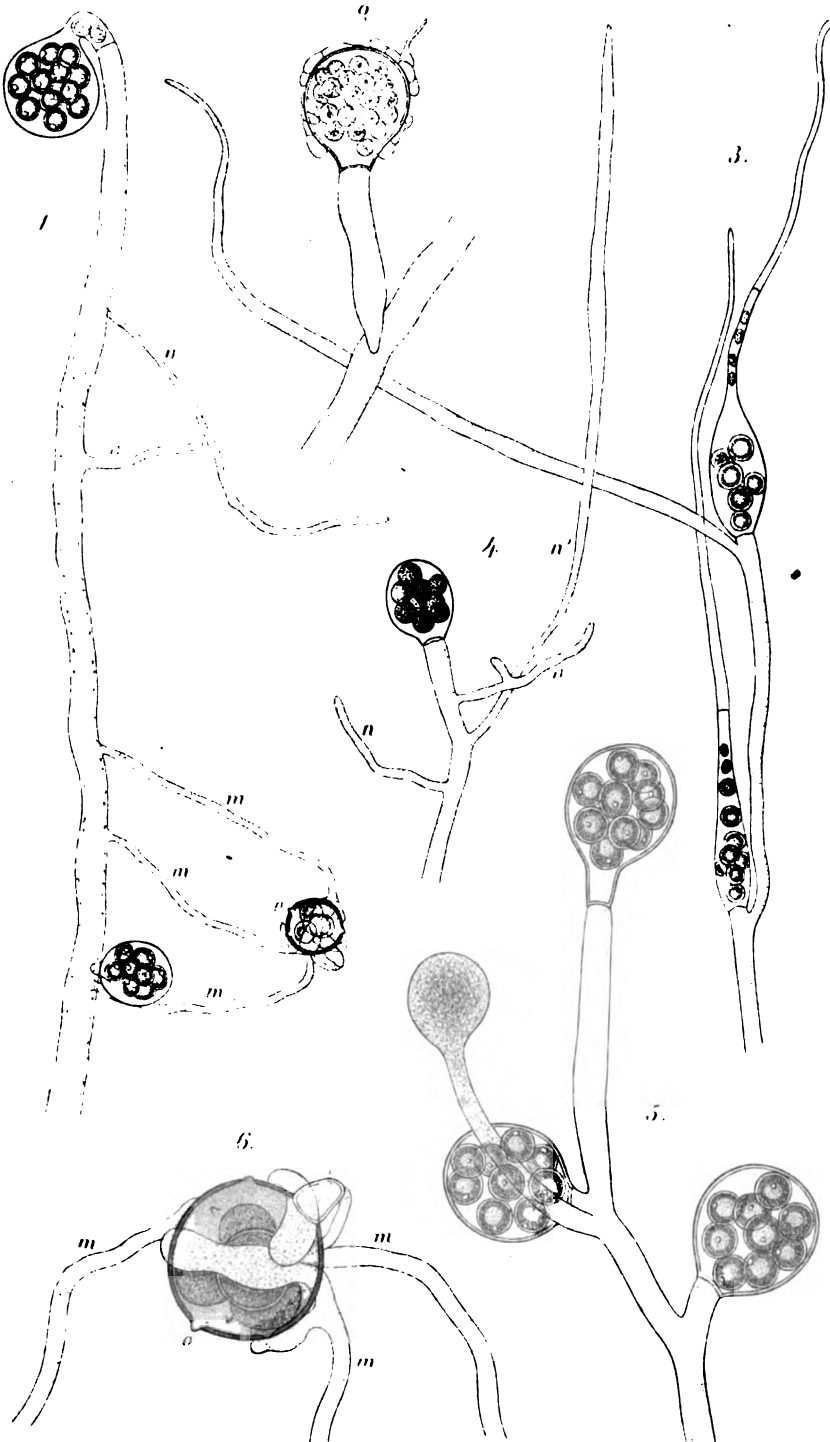
Fig. 5. ( $320\times$ ) *Saprolegnia ferax*. Zu einer kleinen Form dieser Art gehörig, bei welcher sehr häufig von der Kugelform abweichende, wenig-sporige Oogonien auftreten; in dem besonderen, nicht seltenen Falle, welchen die Figur darstellt, hat der durchwachsende Faden noch innerhalb des früheren Sporangiums ein Oogonium gebildet, welches von der Membran des Sporangium noch umhüllt ist.

Fig. 6. 7. 8. ( $320\times$ ). Freie, sich nicht an Oogonien anlegende männliche Aeste, wie n. n. Fig. 1 und 4, die dennoch Antheridien und Befruchtungsschläuche bilden.

Fig. 9. 10. ( $180\times$ ). *Saprolegnia hypogyna* (siehe Seite 196.)

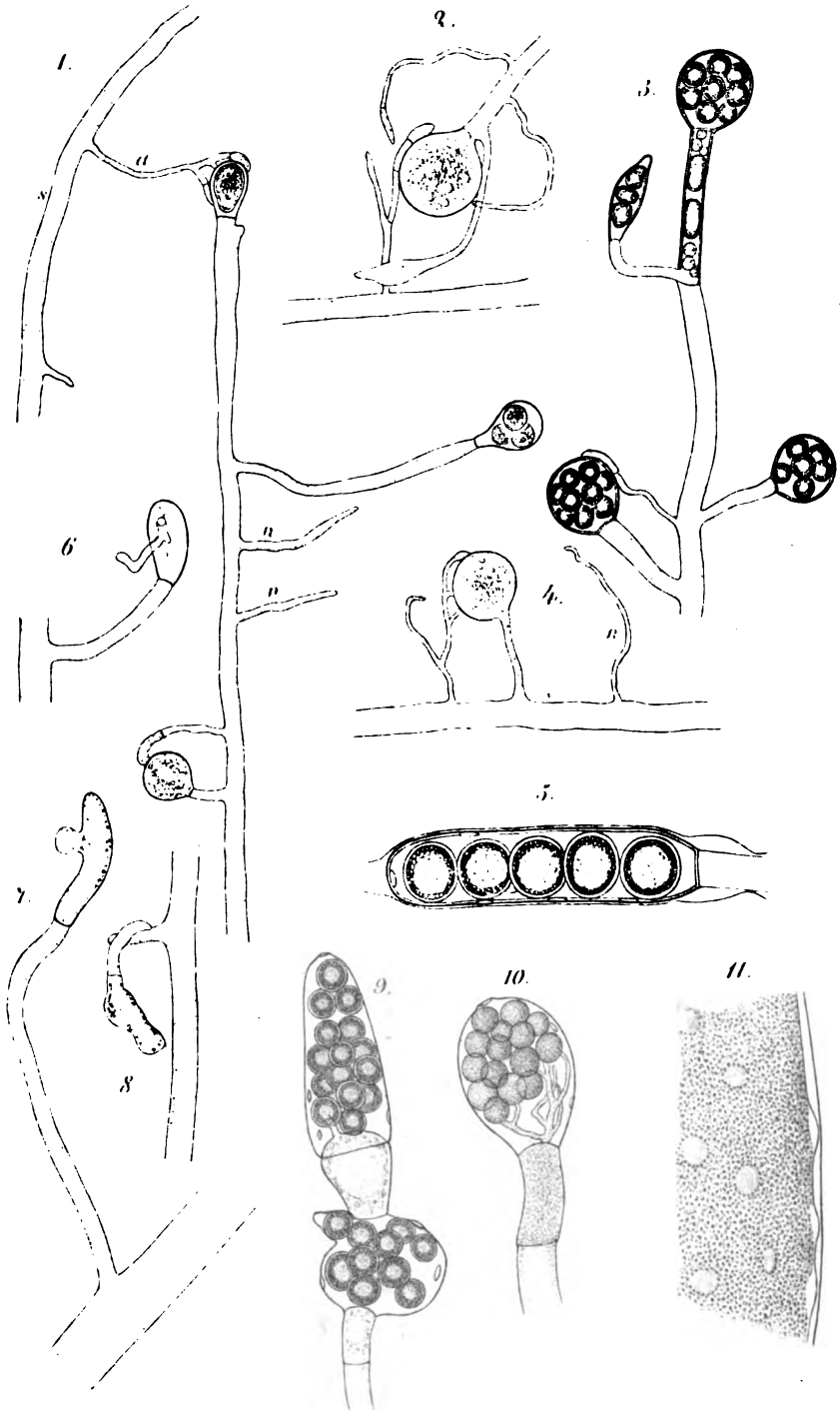
Fig. 11. ( $720\times$ ). Stark vergrößertes Stück eines Oogonium von *Saprolegnia ferax* zur Zeit der Bildung der weiblichen Copulationswarzen, noch vor deren Durchbruch durch die äusserste Membranschicht.

**Taf. XIX.** ( $320\times$ ). Oogonien, männliche Aeste, Antheridien und Befruchtung von *Achlya racemosa*. In sämtlichen Figuren bedeutet: a das untere Antheridium solcher männlichen Nebenaeste, die zwei hintereinander liegende Antheridien besitzen; b, die freien Befruchtungsschläuche, welche die Antheridien auf ihrer Rückenfläche treiben und die daher nicht in die Oogonien eindringen, sondern sich ausserhalb derselben frei öffnen; b' die Oeffnungen auf der Rückenfläche der



*Lith. v. Laure.*

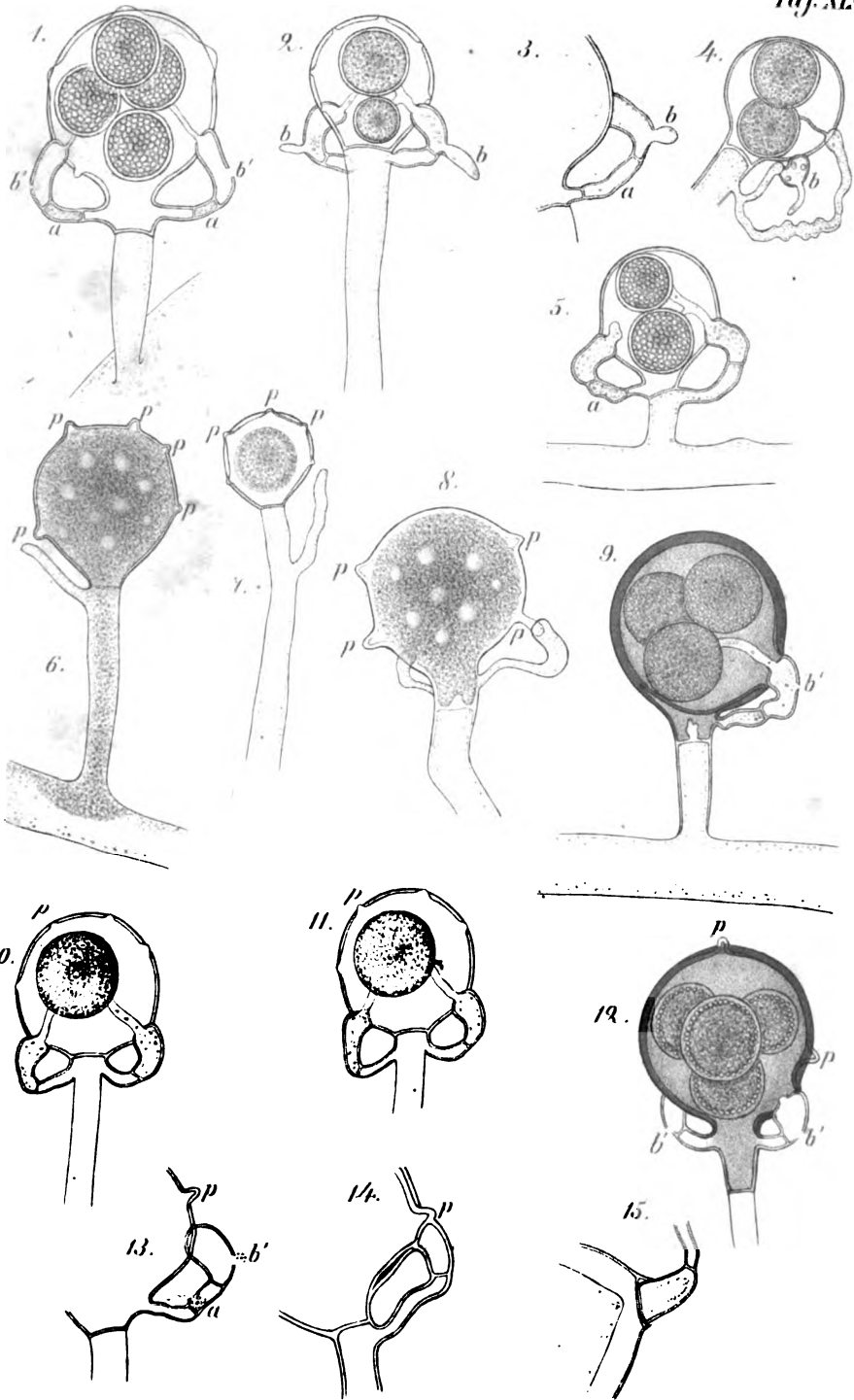




Lith. v. Bauer.

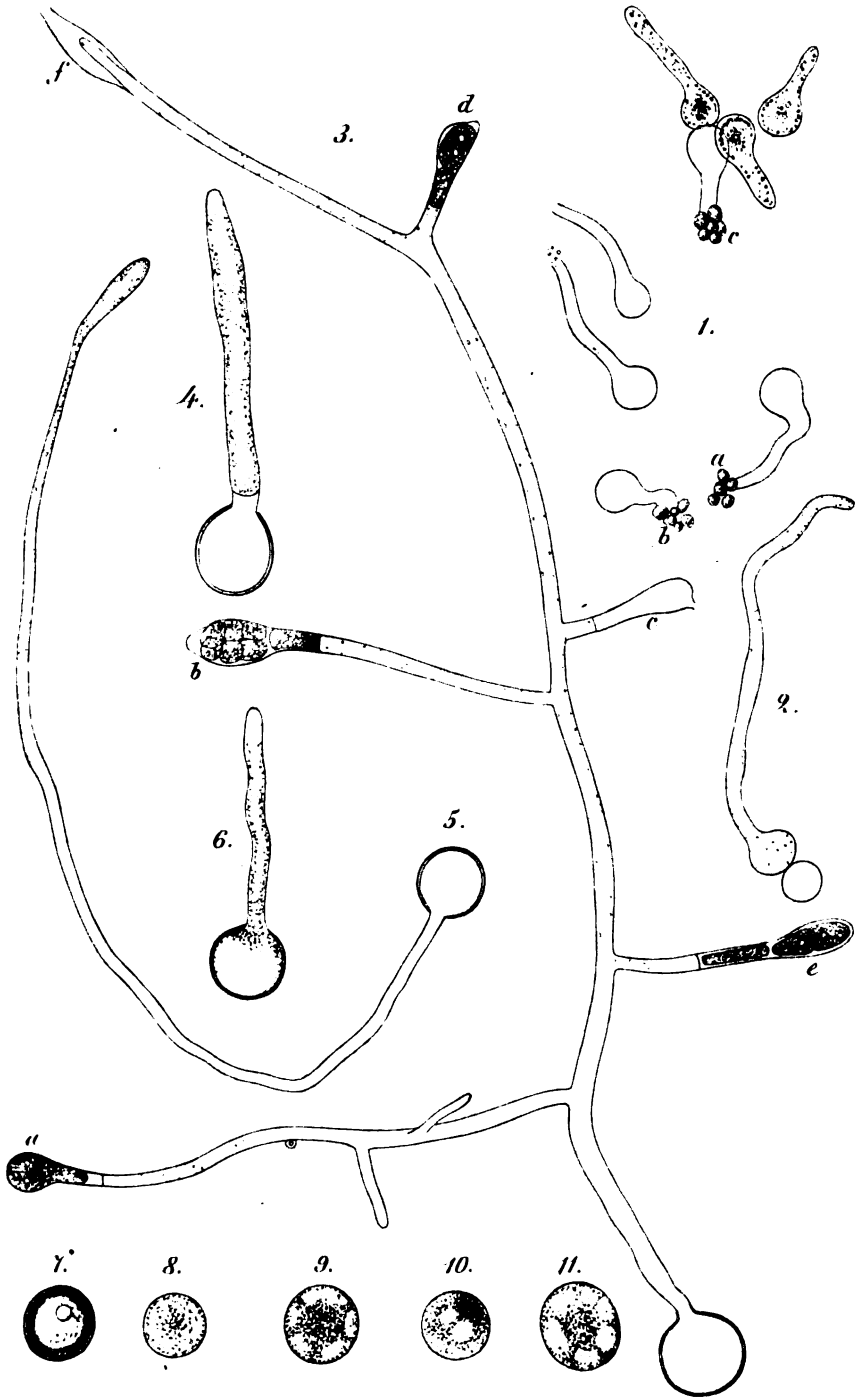






*Lith. v. Haue.*





Lith. v. Laue.



Antheridien, welche nach Obliterierung der freien Befruchtungsschläuche hier zurückbleiben; p. p. p. die hervorgetretenen weiblichen Copulationswarzen, die hier zu längeren Papillen werden; — p' der Figur 8; eine solche Papille, die erst nach ihrem Hervortreten sich mit dem männlichen Nebenast copuliert hat — ein seltener Fall.

Fig. 7. Kleine meist einsporige Form von *Achlya racemosa* mit reifender Oospore ohne vorherige Copulation. — Fig. 10. Oogonium mit schon lange vorher befruchteter Oospore; die beiden Befruchtungsschläuche noch voll mit Inhalt. — Fig. 11, dieselbe noch 3 Tage später; es ist jetzt noch etwas Inhalt aus dem einen Befruchtungsschlauch frei in das Innere des Oogonium hervorgetreten und liegt neben der Oospore.

Fig. 13. Befruchtungsschlauch mit Entleerung des freien Antheridiums a.

Fig. 14. Copulation des männlichen Nebenastes mit der bereits hervorgetretenen Papille.

Fig. 15. Einbohrung eines Antheridium in die Membran ohne Copulation und ohne Bildung von Befruchtungsschlauch.

Taf. XX. Schlauch-Keimung der Schwärmsporen; Fig. 1. 2. 3 von *Saprolegnia ferax*, Fig. 4—11 *Achlya polyandra*.

Fig. 1. (<sup>500/1</sup>). Schwärmsporen, die im Inneren eines interstitiellen Sporangiums zurückgeblieben waren — die anderen waren aus der freien Austrittsöffnung in der gewöhnlichen Weise entschlüpft, — und hier kleine, kurze Keimschläuche gebildet hatten, die sich an der Spitze öffneten und mehrere kleinere, kaum bewegliche Zellehen (a. b. c.) hervortreten ließen. Die Deutung dieser Erscheinung ist noch nicht zweifellos; es wäre möglich dass diese Zoosporen Androsporen sind, die — man vergleiche Taf. XVII. Fig. 2 und das hierüber im Text (S. 220) Gesagte — bestimmt sind sich an den Oogonien festzusetzen und hier Befruchtungsschläuche zu treiben ganz so, wie sonst die Antheridien. Diese Erscheinungen verbunden mit den Fig. 2 Taf. XVII. und in meinem älteren Aufsätze (Jahrbücher f. w. Bot. Bd. II. Taf. XXII. Fig. 8. m. m.) gezeichneten und dort beschriebenen Vorgängen bilden die Grundlagen für meine Annahme der Existenz von Androsporen bei den Saprolegnien.

Fig. 2. (<sup>500/1</sup>). Häutung und unmittelbare Schlauchkeimung der Schwärmspore ohne Bewegung des bei der Häutung ausgeschlüpfen Inhaltes (siehe Seite 221).

Fig. 3—6. (<sup>320/1</sup>). Schlauchkeimung. Bei Fig. 3 die Sporangien theils in Schwärmsporenbildung begriffen (a. b. d. e.); theils bereits entleert (c. f.) und schon durchgewachsen (f).

Fig. 7—11. (<sup>320/1</sup>). Zustände der Oospore beim Beginn der Keimung vor Bildung des Keimschlanches oder vor Austritt des Gesamttinhaltes.

Taf. XXI. Schlauch- und Sporangien-Keimung von *Saprolegnia ferax* und *Achlya racemosa*.

Fig. 1. (<sup>320/1</sup>). Schlauch-Keimung von *Achlya racemosa*.

Fig. 2 und 3. (<sup>320/1</sup>). Sporangien-Keimung von *Achlya racemosa*.

Fig. 4. (<sup>320/1</sup>). Schlauch-Keimung von *Saprolegnia ferax*; der Schlauch dringt aus der Oeffnung der Oogoniummembran hervor und bildet sofort ein Sporangium.

Fig. 5. (<sup>320/1</sup>). Der ganze Inhalt der Oospore ist hier bei der Keimung hervorgetreten und wird sich später in Zoosporen umbilden — wie in Fig. 12 (<sup>320/1</sup>) — die Schläuche treiben oder ausschlüpfen. — In Fig. 12 liegt die Oospore noch innerhalb der noch nicht völlig obliterierten Membran des früheren Oogonium.

Fig. 6—9. (<sup>320/1</sup>). Sporangien-Keimung von *Saprolegnia ferax*; d. h. die Innenwand der Spore verlängert sich unmittelbar in ein Sporangium, dessen Inhalt sich unmittelbar in Zoosporen umbildet.

Fig. 10. (<sup>540/1</sup>). Sporangien-Keimung einer Oospore von *Saprolegnia ferax*. Hier ist eine (a) der gebildeten Zoosporen im Sporangium zurückgeblieben, hat sich gehäutet, ist aber nach der Häutung nicht entschlüpft, sondern hat sofort gekeimt, wie Fig. 2. Taf. XX.

Beides: Häutung der Zoosporen mit und ohne Entschlüpfen und Keimung der Zoosporen ohne Häutung findet bei derselben Pflanze statt.

Fig. 11. (<sup>320/1</sup>). Schlauch-Keimung bei *Saprolegnia ferax*.

Fig. 12. Siehe Fig. 5.

Fig. 13. (<sup>320/1</sup>). Schlauch-Keimung von *Achlya racemosa*.

Beides: Schlauch-Keimung und Sporangien-Keimung der Oosporen findet bei derselben Pflanze statt. — So gehören z. B. Fig. 1. 2. 8 und 13 zu derselben Form der *Achlya racemosa*; und ebenso gehören Fig. 4—12 dieser Tafel und Fig. 1—3 der Taf. XX. derselben Form der *Saprolegnia ferax* mit sich bald häutenden, bald nicht häutenden Zoosporen an.

## Taf. XXII.

Fig. 1. (<sup>110/1</sup>). *Achlya racemosa*; das älteste Sporangium (a) ist ein Zellnetzsporangium; die beiden folgenden (b. c) sind *Achlya*-Sporangien; das jüngste (d) ist noch nicht in Entleerung begriffen.

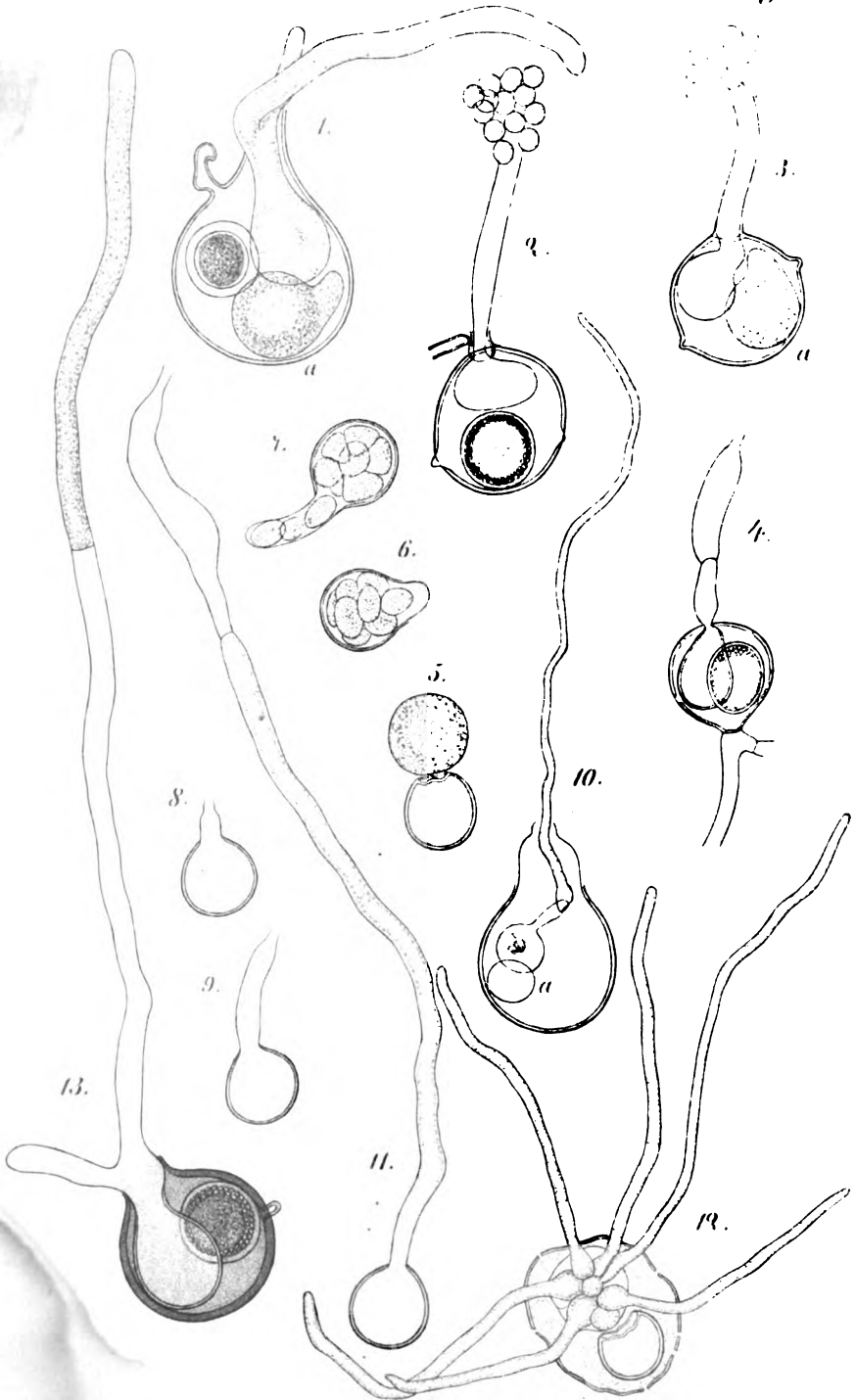
Fig. 2. (<sup>80/1</sup>). *Achlya racemosa* mit Zellnetzsporangium und unregelmässiger nach Art der Dauer-Sporangien erfolgender Abgliederung; die abgegrenzten Glieder wachsen an ihren Enden aus (siehe Seite 224 u. f.).

Fig. 3. (<sup>110/1</sup>). *Achlya racemosa* mit *Dictyuchus*- und *Achlya*-Sporangien. Das älteste (a) ist ein Zellnetzsporangium; die beiden jüngeren (b. c) sind *Achlya*-Sporangien; hier hat bei derselben Form der Faden nicht wie gewöhnlich unterhalb des Sporangium seitliche Aeste getrieben zur Bildung der späteren Sporangien — wie dies in Fig. 1 der Fall war — sondern die unteren Stücke des Fadens haben sich nach einander unmittelbar in Sporangien umgewandelt (siehe Seite 224).

Fig. 3a. (<sup>320/1</sup>). Stärker vergrösserte Spitze von dem obersten Sporangium (a) der Figur 3.

Fig. 4 und 5. (<sup>80/1</sup>). Reihen- und Dauer-Sporangien von *Achlya polyandra*, durch Zerfallen der alten, nicht normal fructificirenden Fäden in gegliederte Parthien entstanden; die einzelnen Glieder können später wieder, wie man auch in den Figuren sieht, seitlich auswachsend Schläuche treiben und an diesen Sporangien bilden (s. s) siehe auch Seite 224 u. f.

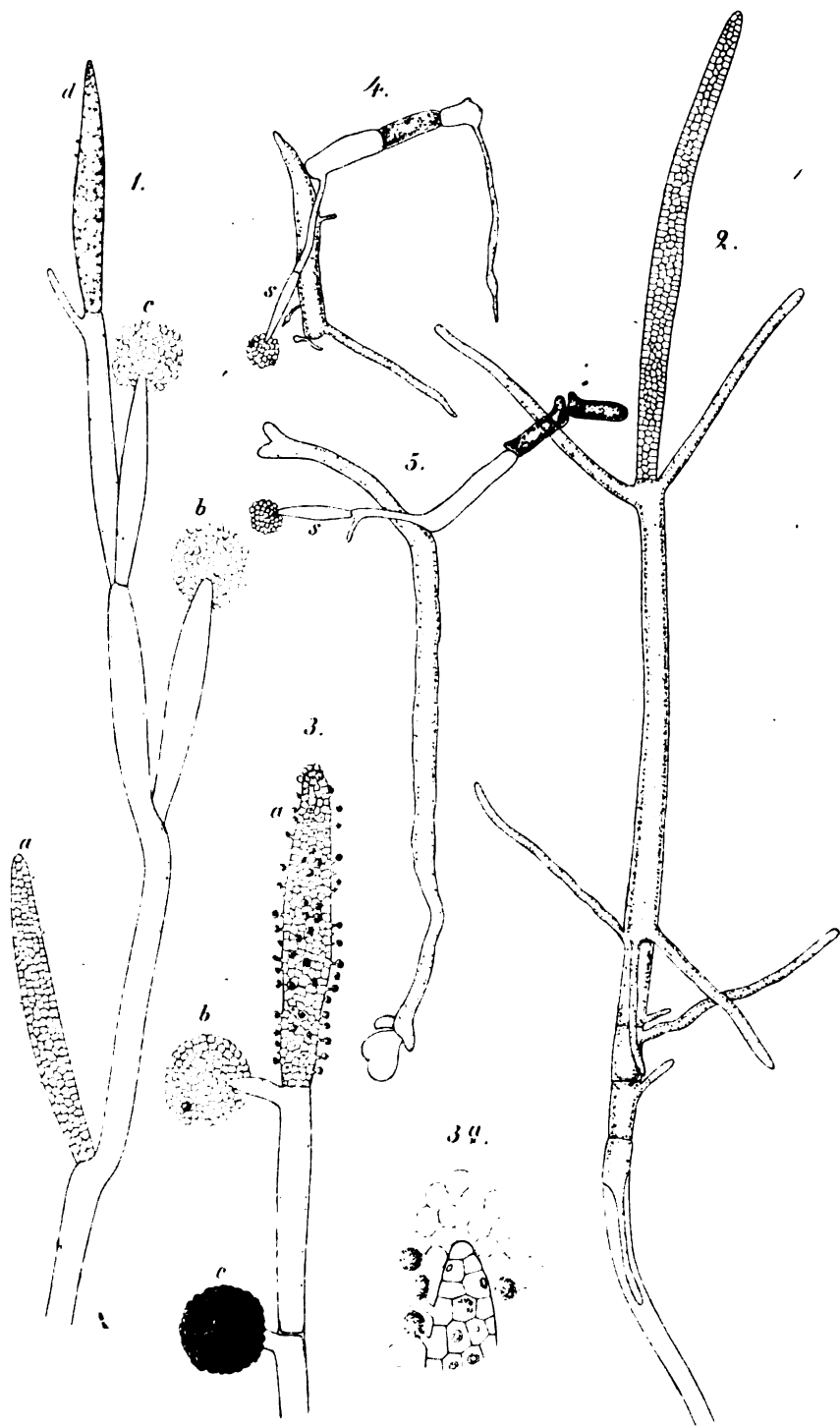
N. B. Die Coexistenz von *Saprolegnia*- und *Dictyuchus*-Sporangien schon in meinem älteren Aufsätze (Jahrb. f. wiss. Bot. II.) durch eine Figur erläutert habe ich hier nicht nochmals durch wiederholte Abbildungen darstellen wollen.



*Lith. v. Haue.*







Lath. latifol.



# Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus.

Von

F. Hildebrand.

---

Ausser den Früchten und Samen, welche Einrichtungen besitzen, mittelst derer sie durch Wind, Thiere und Wasser verbreitet werden, findet sich eine Anzahl solcher, welche in eigenthümlicher Weise mit Schleudereinrichtungen versehen sind, vermöge deren die Samen in mehr oder weniger weitem Umkreise um die Mutterpflanze herum vertheilt werden. Diese Schleudereinrichtungen dürften für die meisten Fälle ihrer äusseren Erscheinung nach, und wie dieselben wirken, im allgemeinen bekannt sein<sup>1)</sup>, so dass es wohl überflüssig sein würde allein auf diese äusseren Schleudereinrichtungen näher einzugehen; darüber hingegen, wie der Schleudermechanismus in dem anatomischen Bau der besagten Früchte seinen Grund hat, sind wohl kaum Untersuchungen angestellt oder wenigstens veröffentlicht worden<sup>2)</sup>, so dass es nicht überflüssig sein dürfte auf diesen Punkt, der in vieler Beziehung interessant ist, einmal genauer einzugehen.

Bei den Schleuderfrüchten können wir zwei Hauptabtheilungen machen, nämlich sie in solche theilen, welche saftig sind und bei denen der Schleudermechanismus auf Zellschichten beruht, welche in stärkerer Turgescenz und Spannung sind, als andere benachbarte

---

1) De Candolle erwähnt in seiner Pflanzenphysiologie, deutsch von Roeper II. p. 239 der Schleuderfrüchte von Balsaminen, *Momordica Elaterium*, *Euphorbiaceen*, *Cardamine* und *Oxalis*, ebenso Delpino in seinen *Pensieri sulla biologia vegetale* p. 11; die umfassendste Zusammenstellung findet sich aber bei Bischof, *Lehrbuch der Botanik* II. 1. p. 470.

2) Kraus hat in seiner Abhandlung über die trockenen Pericarprien, in *Pringsheim's Jahrbüchern* V, p. 88 die Schleuderfrüchte nicht in Betracht gezogen.

— und zweitens in solche, wo bei Eintrocknung bestimmte Zellschichten stärker oder schwächer sich zusammenziehen, so dass hier das Schleudern durch den Feuchtigkeitsgrad der Luft mit bedingt ist und an den abtrocknenden Früchten geschieht, während in dem ersten Falle der Schleudermechanismus bei den noch saftigen Früchten in Wirksamkeit tritt.

### 1. Saftige Schleuderfrüchte.

#### Oxalis.

Zwar ist so eben nur von Schleuderfrüchten und nicht von Schleudersamen die Rede gewesen, doch mag es um weitläufigere Eintheilungen zu vermeiden, gestattet sein hier an dieser ersten Stelle die Samen der Gattung *Oxalis*<sup>1)</sup> zu besprechen, welche an sich selbst den Schleudermechanismus besitzen, und nicht etwa durch einen solchen, der sich an den Fruchtknotenwänden befände, hervorgeschleudert werden. Die fünffächerige Kapselfrucht, z. B. bei *Oxalis Acetosella*, hat an ihren centralen Placenten in jedem Fache mehrere Samen sitzen; die Fruchtknotenwände sind ziemlich dünn und besonders an den Stellen durch einen auffallend schmalen Durchmesser ausgezeichnet, welche in der Mitte zwischen je zwei Scheidewänden an den hervortretenden Kanten der Frucht liegen. Hier an diesen leicht durchbrechbaren Stellen werden nun die Samen bei ihrer Reife hervorgeschleudert, was folgendermassen geschieht. Jeder Same ist mit einer durchsichtigen Aussenschicht (kein Arillus) versehen, welche zur Zeit der Reife von selbst, oder gegen diese Zeit hin auf eine einen leisen Druck verursachende Berührung von der inneren Zellschicht sich löst und in zwei in der Mitte verbunden bleibende Hälften auseinanderplatzt, welche beide Hälften, indem sie sich mit grosser Schnelligkeit zurückrollen, die Samen mit grosser Gewalt eine bedeutende Strecke fortschleudern. Diese durchsichtige saftreiche Zellschicht besteht aus 4—5 Lagen von parenchymatischen verdickungslosen Zellen, von denen die der inneren Lagen kleiner sind als die der äusseren, dicht aneinander gedrängt liegen und an sich ein starkes Bestreben haben sich auszudehnen, was namentlich daran ersichtlich wird,

1) Ueber den Entdecker des Springens der *Oxalis*-Samen vergleiche man Roepers Anmerkung in der Pflanzenphysiologie von De Candolle II. p. 240.

dass ihre ursprünglich an die nach Innen folgende Zelllage flach angrenzenden Wände, wenn die Loslösung statt gefunden hat, halbkugelig hervortreten; die Zellen der äusseren Lagen befinden sich hingegen nicht in einem solchen Turgescenzzustande. Bei diesem Verhältniss kommt schliesslich ein Zeitpunkt, wo die Spannung der inneren Zellschichten eine so starke wird, dass sie den Zusammenhang der äusseren Schichten auflöst, die ganze durchsichtige Samenhaut reisst auf und die inneren im kleineren Kreise derselben liegenden Zelllagen derselben können nun ihren Spannungsverhältnissen folgen, vermöge welcher sie nunmehr den grösseren also äusseren Kreis der losgelösten Haut ausmachen, während die früher aussen liegenden Zellen, die nicht so stark gespannt sind, nun den inneren Kreis bilden. Dieser Vorgang der Zurückrollung der äusseren Samenhaut findet mit unglaublicher Kraft und Schnelligkeit statt, wodurch eben der innere Theil des Samens weit weggeschleudert wird. Dieser letztere hat nunmehr auf seiner Aussen-seite eine Zellschicht, die aus polyedrischen Zellen gebildet wird, von denen jede in sich einen grossen Krystall enthält, darauf folgt eine Schicht brauner länglicher Zellen und daran schliesst sich das Sameneiweiss mit dem Embryo. — An solchen Kapseln, die schon fast ganz reif sind, gelingt es nur mit Mühe die Samen frei zu präpariren, ohne dass ihre äussere Haut sich ablöst und sie davon springen; ein allseitiger Druck auf eine fast reife Kapsel bewirkt, dass die Samen mit mitrailleusenartigem Geknatter nach allen Richtungen hin hervorschnellen. Bei dieser Schleudereinrichtung der Samen ist noch ein Punkt von Interesse, nämlich die Stellung, welche die Kapsel zur Zeit der Reife einnimmt im Vergleich zu derjenigen, welche sie im unreifen Zustande hatte: bei *Oxalis hedysaroides*, *rosea*, *Acetosella* und anderen Arten biegen sich die Blüthenstiele aus ihrer aufrechten Stellung nach der Befruchtung und nach dem Abfall der Blumenblätter an ihrer Spitze um, so dass die Kapselspitze nach unten zu stehen kommt, und in dieser Lage verharret die Kapsel bis zur Reife der Samen, um sich dann wieder gerade aufzurichten und nun die Samen zu entlassen. Durch dieses Verhältniss kann man sehr leicht sehen, in welchen Kapseln die Samen bald hervorspringen werden. Es dient diese Einrichtung offenbar dazu, um den Samen einen weiteren Spielraum für ihr Fortspringen zu geben, was namentlich bei *Oxalis Acetosella* in die Augen fällt, wo aus den zwischen den Blättern vor der Reife verborgenen Kapseln die Samen gegen jene würden geschleudert

werden, während sie nach Aufrichten der Kapsel über die Blattregion nach allen Richtungen hin vertheilt werden können, in weitem Bogen über dieselbe dahinschnellend.

Nach diesem einzigen bis dahin bekannten Fall, bei welchem der Schleudermechanismus am Samen selbst sich findet, wenden wir uns zu denen, wo die Fruchtwände durch eigenthümliche Spannung das Hervorschleudern der Samen bewirken:

### Impatiens Balsamina.

Bei *Impatiens* ist der Fruchtknoten fünffächerig und seine centralen Placenten tragen zahlreiche Samenknospen. Die Scheidewände sind sehr dünn, membranartig und lösen sich sehr bald bei der reifenden Frucht sowohl von den Wänden derselben als von dem Centrum ab, so dass nur eine freie die Samen tragende Säule in der Mitte der Frucht steht. An den 5 Stellen, wo die Scheidewände der äusseren Fruchtwand angesessen haben, oder noch lose bis zur Reife adhaeriren, ist die besagte Fruchtwand aus einer dünnen Schicht kleiner zartwandiger Zellen zusammengesetzt, welche bei der vollständigen Fruchtreife sich voneinander lösen, so dass nun 5 Fruchtklappen entstehen. Diese 5 entweder durch die selbstständigen Wachstumserscheinungen oder durch Berührung und dadurch ausgeübten leisen Druck zur Zeit der Reife sich voneinander lösenden Klappen, rollen sich nun bei ihrem Freiwerden, wie bekannt, mit grosser Schnelligkeit uhrfederartig zusammen, wobei sie gegen die an den Placenten noch sitzenden Samen geschneit werden, dieselben losreissen und eine Strecke weit fortschleudern. Diese Schleudererscheinung beruht nun auf folgendem Bau der Fruchtklappen. Auf dem Querschnitt haben dieselben eine halbmondförmige Gestalt; aussen liegt eine von Haaren, die aus einfachen Zellreihen bestehen, bedeckte, schwach hervortretende Epidermis, und an diese schliesst sich nach Innen eine mehrreihige Schicht parenchymatischer Zellen, mit etwas nach dem Inneren der Klappen gestrecktem Durchmesser; dann folgt eine Schicht kleiner polyedrischer chlorophyllhaltiger Zellen, in welcher die Gefässbündel verlaufen, woran sich dann die Innenseite der Klappe mit etwa 3 Reihen von oben nach unten bedeutend in die Länge gezogener Zellen schliesst, die auf dem Querschnitt vor den chlorophyllhaltigen und namentlich vor den noch weiter aussen liegenden Zellen durch kleineren Durchmesser sich auszeichnen. Von diesen

3 verschiedenen Zellschichten ist die dicht unter der Epidermis liegende die breiteste, ihre Zellen sind am grössten und befinden sich in einem Zustande sehr starker Turgescenz, während eine solche in den chlorophyllhaltigen Zellen und den inneren, langgestreckten fehlt. In der geschlossenen Frucht kann nun die Schwellschicht nicht in vollständige Aktion treten, sondern es muss der Zeitpunkt erst heranrücken, wo der Verband der Klappen untereinander bei der Reife der Frucht ein sehr loser wird. Dieser lose Zusammenhang wird nun endlich von der stärker und stärker gespannten Schwellschicht überwunden (eine Nachhülfe schafft ein leiser Druck) und dadurch unterbrochen, und nun kann diese ihrer Spannung folgen und sich ausdehnen, so dass sie den äusseren grösseren Bogen der hierdurch sich uhrfederig aufrollenden Klappen einnimmt. Dass diese Klappen von oben nach unten der Länge nach sich einrollen, und nicht von der Seite her, kommt davon, dass sie von innen nach aussen im Verhältniss zu ihrer Breite einen so starken Durchmesser haben, dass auch ein gewaltsames Einrollen von den Seiten her nicht möglich ist.

Bei *Impatiens noli me tangere* ist der Schleudermechanismus ganz ähnlich wie bei *Impatiens Balsamina*, und wahrscheinlich wird sich die Sache bei allen anderen *Impatiens*-Arten ebenso verhalten.

Während wir nun hier bei *Impatiens* eine derartige Spannung in den Fruchtwänden haben, dass die frei gewordenen Klappen sich nach dem Centrum der Frucht hin umrollen, haben wir weiter einige andere Fälle, wo das Gegentheil, nämlich eine Umrollung der Fruchtklappen nach aussen statt findet. Dahin gehört unter anderen *Cruciferen*<sup>1)</sup> die überall leicht zu beobachtende

#### *Cardamine hirsuta* (Taf. I. Fig. 11—14).

Bei der reifen Frucht lösen sich hier die beiden Klappen von der stehen bleibenden Scheidewand von unten beginnend bis oben hinauf entweder von selbst oder durch eine leise Berührung, die einen geringen Druck mit sich bringt, ab, reissen dabei die in seichten Vertiefungen an ihnen anliegenden Samen von ihren Placenten los und schleudern dieselben, indem sie sich gleich beim Loslösen sehr schnell uhrfederig nach aussen aufrollen, weit fort,

1) Auch andere *Cardamine*-Arten, ferner die Gattung *Dentaria*, *Pteronocraea graecum* etc. besitzen Schleuderfrüchte.



und zwar in verschiedenen weiten Entfernungen, indem die mehr am Grunde der Klappen sitzenden Samen natürlicher Weise in einem anderen Bogen und in anderer Richtung geschleudert werden müssen, als diejenigen, welche mehr nach der Spitze der Klappen zu sich befinden. Dieser Schleudermechanismus wird nun durch folgenden Bau der Frucht ermöglicht. Die Scheidewand der vom Rücken her flach gedrückten Schote ist an sich ziemlich dünn, Fig. 11s, verbreitert sich aber an der Stelle, wo sie beiderseits sich an die Fruchtknotenwand anschliesst, und ist hier mit dieser durch einen Strang stark verdickter Zellen, Fig. 11h, in Verbindung gesetzt, an welchen sich nach aussen ein Gefässbündel anschliesst; es ist dieser verdickte Strang derjenige Theil, welcher einestheils der ganzen Frucht ihre Steifigkeit giebt, andernteils bewirkt, dass Scheidewand und das daran sich schliessende Stück der Aussenwand der Frucht miteinander in Verbindung bleiben. Durch diesen Bau würde nun das Aufspringen der Schote überhaupt verhindert sein, wenn nicht an dieser genannten Stelle, wo die Scheidewand in die Aussenwand übergeht, rechts und links eine Furche sowohl an der Aussenseite als an der Innenseite der Fruchtwand sich fände, Fig. 11 bei e, welche beiden Furchen so genau innen und aussen einander gegenüber liegen, dass hier eine bedeutende Einschnürung der Fruchtwand statt hat. Schon durch diese Einschnürung ist an den betreffenden Stellen das Aufspringen der Schotenklappen angelegt, wird aber besonders noch dadurch erleichtert, dass an diesen Stellen nur kleine dünnwandige Zellen liegen, während nach der Scheidewand zu sich die schon genannten verdickten, Fig. 11h und nach den Klappen zu andere sogleich zu besprechende verdickte Zellen anschliessen. Der Bau der Klappen selbst, die also bei den angegebenen anatomischen Verhältnissen leicht abreißen können, ist nun folgender. Die Innenseite derselben wird von einer Lage Zellen eingenommen, welche horizontal gestreckt sind, Fig. 12 u. 14t, mit flachen Wänden aneinander schliessen und sich in einem ganz gewaltig starken Turgescenzzustande befinden, welcher einestheils dadurch sich zeigt, dass sie an der nach dem Inneren der Frucht zu liegenden freien Seite mit stark gebogener Wand hervorstehen, Fig. 13t, andernteils sehen wir bei einem in Wasser gelegten Schnitt das Bestreben dieser Zellen sich auszu dehnen in der Weise hervortreten, dass sie sich in einem schlangenartig gewundenen Streifen, Fig. 12t, von der darunter liegenden Zellschicht loslösen. Diese Schicht ist aus Zellen zusammengesetzt,

welche der Länge der Schote nach gestreckt sind, also die Zellen der Schwellenschicht gerade kreuzen, Fig. 14, auf ihrer den Schwellzellen zugelegenen Seite sind sie stark verdickt und mit grossen Porenkanälen versehen, Fig. 12 u. 13h. Auf diese Schicht folgen nach aussen mehrere Lagen kleiner polyedrischer dünnwandiger Zellen, die weiter nach aussen grösser und grösser werden, Fig. 12, bis sich an sie die Epidermis anschliesst. Wir haben hier also gerade die umgekehrte Erscheinung, wie bei *Impatiens*, durch die umgekehrte Lage der Schwellenschicht hervorgebracht, die sich auf der Innenseite der Klappen befindet, so dass, wenn ihre Turgescenz eine bestimmte Höhe erreicht hat, die Klappen an den oben beschriebenen Furchen von den übrigen Theilen der Frucht losreissen, sich uhrfederig nach aussen umrollen und die an ihnen hängenden Samen fortschleudern. — Schon hier sind die Spannungsverhältnisse derartig, dass es schwierig wird eine losgelöste und aufgerollte Klappe wieder zurückzurollen, noch stärker ist jedoch die Spannkraft der Schwellenschicht bei

*Cyclanthera pedata* (Taf. I. Fig. 1—7.)

wo die einmal umgebogenen Fruchtwände eher zerbrechen, als dass sie sich wieder zurückbiegen liessen. Die äussere Erscheinung der Schleuderfrüchte dieser Pflanze dürfte allgemein bekannt sein, doch muss auf die Beschreibung derselben kurz eingegangen werden. Schon zur Blüthezeit hat der Fruchtknoten eine etwas schiefe Gestalt, Fig. 1, und die mehr ausgebauchte Seite desselben ist stärker mit weichen Stacheln besetzt, als die andere. Bis zur Fruchtreife hat sich diese Schiefheit derartig ausgebildet, dass die ganze Frucht an der einen stacheligen Seite konvex, an der anderen, nicht mit Stacheln besetzten, etwas koncav ist, Fig. 2; die eigentliche Spitze ist etwas zur Seite gerückt und noch mit den Resten der oberständigen Blüthentheile gekrönt, besonders dem Kelche, welcher an einem kurzen Stiele in einen tellerförmigen, nach der hinteren Seite der Frucht zu liegenden Körper ausgeht. Wird nun zur Zeit der Fruchtreife auf diese hervorstehende Spitze ein kleiner Druck, den schon eine leise Berührung mit sich bringt, ausgeübt, so springt die ganze Frucht elastisch auf, und die Samen werden weit weggeschleudert. Das Innere der Frucht ist nämlich mit einem ganz losen Marke angefüllt, die Placenta mit den Samen an der hinteren Fruchtwand im inneren verlaufend, Fig. 3p, liegt fast frei

in diesem Mark, ist aber an ihrer Basis mit dem Kelchrest und anfangs auch noch mit dem oberen Theile der hinteren Fruchthälfte fest verbunden. Die letztere Verbindungsstelle wird nun aber immer schmaler und schmaler durch weitere Auflösung der hier gelegenen Zellen, Fig. 3 bei c, bis sie endlich ganz schwindet und nun sogleich eine Zurückrollung der beiden Fruchthälften statt hat, wobei die eine, weniger Stacheln tragende sich nach der einen Seite, die andere, an welcher die Placenta mit den Samen sitzt, nach der anderen sehr schnell umrollt, Fig. 3 u. 4, so dass bei diesem Rucke die Samen, manchmal auch zugleich die ganze Placenta, weit weggeschleudert werden.

Dieses Umrollen beruht nun wieder auf einer in besonders starker Spannung befindlichen Zellschicht. Die Epidermis der Frucht besteht aus glatten polyedrischen Zellen, darauf folgt eine Schicht von langgestreckten spitz endigenden, chlorophylllosen Zellen, dann eine Zone weniger langgestreckter, chlorophyllhaltiger mit horizontalen Wänden endigender Zellen, in welcher Zone die Gefässbündel verlaufen, endlich schliesst sich an diese eine breite Zellschicht, bestehend aus nicht sehr langgestreckten mit horizontalen Wänden endigenden Zellen, deren Seitenwände sehr stark gewellt sind, aber so, dass Wellenberge auf Wellenberge treffen, wodurch grosse mit Luft erfüllte Interzellularräume entstehen, Fig. 7, durch diese Form sehen die Zellen von der Seite wie mit grossen Tüpfeln versehen aus, manchmal laufen auch die Wellenberge und Thäler ringförmig um die Zelle herum. Diese Zellen sind entstanden aus einfach parenchymatischen und zeigen sich in der ganz jungen Frucht als solche, die von denen des späteren Fruchtmарkes sich garnicht unterscheiden, Fig. 5; später strecken sie sich in die Länge bis zu einem Zeitpunkt, wo diese Streckung durch gegenseitigen Druck unmöglich gemacht wird und nun entsteht die Wellung der Wände, Fig. 6, eben durch dieses Bestreben in die Länge zu wachsen. Diese Zellen sind daher in starker Längsspannung, werden also von den nach aussen liegenden Zellschichten an der Ausdehnung gehindert. Endlich wird nun von selbst oder durch einen leisen Druck die oben beschriebene Stelle, Fig. 3 bei c, wo der Placentagrund seitlich noch mit der stachellosen Fruchtwand in Verbindung war, aufgelöst, und nun können die Fruchtwände ihren Spannungsverhältnissen folgen und sich nach aussen umrollen, wobei natürlich die ganze Frucht aufreissen muss. Dies Aufreissen findet nun nicht an einer ganz bestimmten durch besonderen

anatomischen Bau ausgezeichneten Linie statt, sondern nur in einer durch die Form der ganzen Frucht bedingten Richtung in zwei ungleich grosse Hälften. An der Spitze der einen dieser Hälften sitzt dann, wie schon oben erwähnt wurde, die Placenta mit den Samen mehr oder weniger fest an, welche nun durch das schnelle Zurückkrümmen dieser Spitze fortgeschleudert werden. Eine Lösung von dem Fruchtmark, sowohl der Schwellschicht, als des Placentarückens findet zur Fruchtreife leicht wegen des spannungslosen leicht zerreisbaren Zustandes der an den betreffenden Stellen liegenden Zellen statt.

Man könnte nun noch vielleicht einwenden, dass die besprochene Schwellschicht und das damit verbundene Umrollen der Fruchtwände nur an der Seite der Frucht nothwendig sei (nämlich an der stacheligen convexen) mit welcher die Placenta in Verbindung bleibt und hervorgeschleudert wird, die gegenüber liegende Fruchtseite habe nicht nöthig sich umzurollen. Ein solches Verhältniss würde aber den Schleudermechanismus wesentlich beeinträchtigen; denn wenn jene Wand, Fig. 3a, sich nicht nach aussen umrollte, sondern starr stehen bliebe, so würde die Placenta, wenn auch von ihr losgelöst, schwierig an ihr in die Höhe gleiten, und bei dieser Reibung möglicher Weise an ihrer Basis abbrechen, wodurch sie dann nicht fortgeschleudert werden könnte. Die Fig. 3 wird dieses Verhältniss wohl deutlich machen.

*Cyclanthera pedata*, welche auch elastisch sich öffnende Früchte hat, kam leider in dem letzten Herbst nicht zu einer gehörigen Entwicklung, um den Schleudermechanismus näher untersuchen zu können, der aber wahrscheinlich sehr ähnlich wie bei *Cyclanthera explodens* sein wird.

Während in den vorhergehenden Fällen saftiger Schleuderfrüchte der Mechanismus derartig war, dass durch das Loslösen und Umrollen der sich von einander trennenden Fruchtwandklappen die Samen fortgeschleudert wurden so haben wir noch in

### *Momordica Elaterium* (Taf. I. Fig. 8—10.)

einen besonders interessanten Fall, der dadurch abweicht, dass hier die Frucht sich nicht mit Klappen öffnet, sondern der bekannte Springmechanismus durch Loslösung des Fruchtsieles in Gang gesetzt wird. Dieser Fruchtsiel ist an seiner Spitze nach abwärts umgebogen, so dass die an ihm sitzende länglich-eiförmige Frucht

mit ihrer Basis nach oben liegt, Fig. 8. Gegen die Zeit der Reife löst sich nun der Fruchtsiel, welcher wie ein Stöpsel auf einer Flasche in der Fruchtbasis befestigt sitzt, allmählig mehr und mehr los, bis endlich ein Zeitpunkt kommt, wo durch einen leisen Druck oder schliesslich unabhängig von einem solchen durch die starke Spannung der Fruchtwand seine vollständige Loslösung aus der Frucht eintritt, Fig. 9, in welcher nunmehr die Spannungsverhältnisse weiter derartig wirken, dass die in ihrem Inneren enthaltenen Samen zusammen mit einem Schleim hervorgeschossen werden und entweder eine Strecke weit hinwegfliegen und dann zu Boden fallen, oder dem berührenden Körper, also etwa einem Thiere, durch den mit ihnen herausfliegenden Schleim angeklebt und so in bedeutende Entfernungen fortgetragen werden können.<sup>1)</sup>

Im anatomischen Bau der Frucht ist dieser Springmechanismus nun folgendermassen vorbereitet und begründet. An den Fruchtsiel schliesst sich in das Innere des Fruchtkörpers hineinragend ein aus saftigen Zellen gebildeter halbkugelig Körper an, Fig. 8, von dessen konvexer Seite die Gefässbündel in das gegen die Reifezeit lose und schleimig werdende Fruchtmark ausgehen. Wo nun an diesen halbkugeligen Körper bei seinem Uebergang in den Stiel sich ringsum die Fruchtwand anschliesst, befindet sich eine Anhäufung von kleinen dünnwandigen Zellen, die sich gegen die Zeit der Frucht reife vom Innern der Frucht nach aussen hin allmählig auflösen, so dass die Verbindungsstelle von Stiel und Fruchtwand immer schmaler und schmaler wird und endlich durch die Spannungsverhältnisse dieser Wand oder auch einen leisen Druck, den eine sanfte Berührung schon hervorbringt, ganz aufgelöst wird. Die Fruchtwand selbst, die mit weichen saftigen Stacheln bedeckt ist, hat auf ihrer Aussenseite eine aus mehreren Lagen gebildete Schicht von grossen saftreichen dünnwandigen Zellen, welche in sehr starker Spannung sich befinden und sich mehr auszudehnen streben als die inneren an das lose Fruchtmark anschliessenden Schichten, deren Zellen kleiner sind und etwas verdickte Wände mit eigenthümlichen Doppelporen, Fig. 10, besitzen. Diese Spannungsverhältnisse kann man auch durch Schnitte konstatiren: eine aus der Frucht herausgeschnittene Längslamelle der Wand krümmt sich von oben nach unten derartig, dass ihre äussere Seite konvex wird, und wenn man die Frucht quer durchschneidet,

1) Man vergleiche auch Roeper's Beschreibung der Springgurke l. c. II. p. 234, ebenso Delpino l. c. p. 10.

so werden beide Schnittflächen nach ihrer Mitte hin vertieft, indem an den Rändern eine starke Ausdehnung nach dem Schnitte erfolgt ist. Bei diesen Spannungsverhältnissen drückt nun natürlich die äussere sich auszudehnen strebende Schicht der Fruchtwand, derartig auf das Innere der Frucht, dass schliesslich der Stiel sich ablöst, und nun durch das Zusammenpressen des Fruchtinernen die Samen mit dem Schleim gewaltsam herausgespritzt werden. Würde die Frucht mit Längsrissen sich öffnen, so würden diese ebenso wie bei den Balsaminen sich nach Innen uhrfederig umrollen und so die Samen fortschleudern. — Dass die Frucht an dem gebogenen Stiel abwärts hängt, so dass ihre Basis nach oben liegt, ist durchaus für die Samenverbreitung sehr vortheilhaft, denn wenn die Fruchtbasis nach unten läge, so würden ja die Samen direkt auf den nahen Boden geschossen, also nicht im Umkreise verbreitet werden.

So sehen wir also bei den saftigen Schleuderfrüchten den Mechanismus neben der Oeffnungsweise der Frucht darauf beruhen, dass gewisse Zellschichten in stärkerer Spannung sind als andere daran liegende, wodurch dann ein Umbiegen der betreffenden Fruchttheile hervorgebracht wird, und zwar findet dieses Umbiegen je nach der verschiedenen Lage der Schwellenschicht verschieden statt: entweder nach aussen, wo die Schwellenschicht innen liegt (*Cyclanthera*, *Cardamine*) oder nach innen, wo dieselbe aussen sich befindet (*Impatiens*, *Oxalis*), endlich wird in einem Falle (*Momordica Elaterium*) durch diese Schwellenschicht in der nicht in Klappen zerreisenden Frucht ein solcher Druck ausgeübt, dass die Samen schliesslich aus der Abrissstelle des Stieles hervorgeschleudert werden. Die Berührung bringt in allen Fällen nur dadurch die Schleudererscheinung hervor, dass sie durch den dabei ausgeübten Druck gewisse Zellparthien auflöst, wodurch die Spannungsverhältnisse in Aktion treten können.

## 2. Trockene Schleuderfrüchte.

Von den trockenen Schleuderfrüchten besprechen wir zuerst solche, bei denen die Samen allein weggeschleudert werden und von diesen zuerst einige Arten der Gattung

*Viola* (Taf. II. Fig. 19 und 20).

Bei einer ganzen Reihe von Veilchenarten z. B. bei *Viola Jooi*, *multifida*, *dentata* etc. findet ein eigenthümliches Fortschnellen der

Samen statt, welches Verhältniss schon Treviranus<sup>1)</sup> ziemlich eingehend beschrieben hat. Zur Zeit, wo die Kapsel heranreift ist hier der Stiel derselben an seiner Spitze umgebogen, so dass die Kapsel ähnlich wie die Frucht von *Momordica Elaterium* mit ihrer Spitze dem Boden zugekehrt ist; wenn dann der Zeitpunkt herannaht, wo die Kapsel sich öffnen wird, so richtet sich der Stiel gerade aufwärts, und die früher zwischen dem Laubwerk verborgene Kapsel steht nun aufrecht über dasselbe erhoben. Kurze Zeit nach diesem Aufrichten treten dann, von oben beginnend, an der Kapsel die drei Längsrisse auf, und die drei so entstandenen kahnartigen Klappen, welche sich nunmehr horizontal ausbreiten, tragen in ihrer Höhlung die Samen, jede in drei Längsreihen, welche Samen der in der Mitte der Klappe verlaufenden Placenta, Fig. 19 pl., noch fest ansitzen. Nun tritt allmählig eine derartige Eintrocknung der Kapselklappen ein, dass die Ränder derselben sich nach oben gegeneinander hin bewegen, in Folge wovon der Raum in Kahn immer enger und enger wird, bis endlich durch den zu starken Druck die Samen einer der drei Reihen hervorgeschleudert werden, was auch noch durch ihre glatte, glitschende Oberfläche besonders begünstigt wird; dann folgt die zweite Reihe und schliesslich die letzte, worauf die beiden Klappenränder sich eng aneinander legen Fig. 20.

Dieser Schleudermechanismus ist nun in eigenthümlicher Weise in dem complicirten anatomischen Bau der Kapselklappen, wie er sich z. B. bei *Viola multifida* findet, folgendermassen begründet. An jeder Klappe, von der Fig. 19 einen Querschnitt darstellt, sind hier zwei Theile zu unterscheiden, ein mittlerer mit starkem Durchmesser, der die Placenta trägt und in welchem hauptsächlich der Schleudermechanismus liegt, und die beiden seitlichen Flügel mit schmalerm Durchmesser. Die ganze Klappe, sowohl im Mittelstück als an den Flügeln, zeigt aussen 5—6 Lagen parenchymatischer etwas quergestreckter, dünnwandiger, chlorophyllhaltiger Zellen Fig. 19 p. An diese Schicht schliesst sich dann an dem äusseren Theil der Flügel eine Schicht von mehreren Reihen längsgestreckter, verdickter georteter Zellen, Fig. 19 l, auf welche dann zuinnerst eine Lage gleicher Zellen, q, folgt, die aber horizontal gestreckt sind. Anders verhält sich der Bau des mittleren wulstigen Klappentheils: hier liegt zuinnerst die aus ganz

1) L. C. Treviranus, Pflanzenphysiologie II. p. 501.

dünnwandigen Elementen gebildete etwas hervortretende Placenta, deren dünnwandige Zellen auch nach rechts und links auf die Innenseite der Klappen sich etwas erstrecken. An diese Region dünnwandiger Zellen schliesst sich dann, den Haupttheil des mittleren Klappenstückes bildend eine Region von etwas länglichen geporten Zellen, Fig. 19b, die derartig aneinander gereiht und zwischen einander geschoben sind, dass sie ein Gewebe bilden, in welchem die Längswände der Zellen in Bogenlinien liegen, die von der dünnwandigen Placentaregion rechts und links nach den Klappen zu ausstrahlen, wo sie, allmählig verdickter werdend, sich an die dort liegenden verdickten Elemente anschliessen. Auf diese strahlende Zellregion folgt dann eine solche von stark verdickten, quergestreckten Zellen in mehreren Lagen, und an diese schliesst sich endlich das schon oben erwähnte chlorophyllhaltige Parenchym Fig. 19p. Dieser eigenthümliche Bau bringt nun in ziemlich complicirter Weise die bei der Eintrocknung zu beobachtenden Erscheinungen mit sich. Die dünnwandigen Elemente der Placentaregion, Fig. 19pl., ziehen sich stark zusammen und würden vielleicht schon allein das Zusammenklappen der Klappenflügel herbeiführen können, aber es wird dieses Zusammenklappen ferner noch dadurch ermöglicht, dass sich an die Placentaregion die bogig gestellten Zellen anschliessen, bei denen die Biegung nun noch eine stärkere werden kann, was beim Nichtvorhandensein dieser Zellen nicht so leicht geschehen würde, indem dann die Eintrocknung der äusseren Parenchymschicht, Fig. 19p., die Klappen wahrscheinlich zur entgegengesetzten Umbiegung bringen würde. Diese, durch die Mittelregion der Klappen verursachte Gegen-einwanderbiegung ihrer Flügel schreitet nun bei stärkerer Eintrocknung immer weiter und weiter vor, und diese Klappenflügel üben endlich einen solchen Druck auf die Samen, dass diese von der Placenta losreissen, und hervorglitschen, wobei sie in eine Entfernung von mehreren Schritten um die Kapsel herum vertheilt werden.

Gerade so vorthellhaft wie bei *Momordica Elaterium* die Frucht mit ihrer Spitze nach dem Erdboden zu gerichtet ist, so ist hier die umgekehrte Stellung die für die Samenverbreitung geeignetste; blieben die Kapseln in ihrer ursprünglichen Lage, so würden die Samen in nächster Nähe auf den Erdboden geschleudert werden.

Dass übrigens bei den samenschleudernden *Viola*-Früchten es der Wechsel von dickwandigen Zellen mit dünnwandigen ist,



welcher das Schleudern bedingt, das geht am besten daraus hervor, dass bei den Arten, wo, wie z. B. bei *Viola odorata*, die Früchte nicht die Samen fortschleudern, die Kapselklappen zwar ganz ähnlich angeordnete Zellelemente zeigen, wie dies so eben von *Viola multifida* beschrieben, dass hier aber alle Zellen dünnwandig sind, ebensowohl die der Placentaregion wie diejenigen, welche sich in bogiger Anordnung daran schliessen und wie auch die der Klappen. In Folge dieser gleichmässigen Zartwandigkeit der Klappenelemente ziehen sich die Klappen nach dem Oeffnen der Kapsel mit ihren Rändern nicht zusammen und die Samen fallen einfach aus ihnen auf den Boden. Bei diesem Verhältniss ist die Samenverbreitung natürlich bedeutend beeinträchtigt, die Pflanze hat aber dadurch eine Kompensation, dass sie mit Ausläufern in grosser Schnelligkeit einen weiten Raum um sich herum überziehen kann.

In ähnlicher Weise, wie bei vielen *Viola*-Arten die Samen allein weggeschleudert werden, ohne dass andere Theile der Frucht zugleich losreissen und mit fortfliegen, findet ein Wegschleudern der einzelnen Samen bei vielen Leguminosen statt, von denen als Beispiel

*Lupinus luteus* (Taf. I. Fig. 17u, 18. Taf. III. Fig. 46).

näher besprochen werden mag. Die Hülse hat hier eine fast horizontale Stellung und ist mit der im Innern die Samen tragenden Bauchseite dauernd nach oben, also mit dem Rücken nach unten gerichtet. Zur Zeit der Reife tritt nun plötzlich mit einem starken Ruck ein Riss der Länge der Bauchnath nach auf, worauf sogleich ein anderer an der Rückennath folgt, und dieser Ruck ist so stark, dass die lose an den Placenten sitzenden Samen unter Mitwirkung der zugleich stattfindenden Drehung der Klappen fast alle nach oben und aussen bis zu einer Entfernung von 10 Schritt fortgeschleudert werden. Gleich bei diesem Aufspringen fangen die Klappen der Hülse, wie schon angedeutet, an, sich pfropfenzieherartig aufzudrehen, die von der Bauchnath aus gesehen rechts liegende links, die links liegende rechts um, also die vom Rücken, Fig. 46r, aus gesehen rechts liegende rechts, die linke links. Die Windungen werden dabei allmählig enger und enger und wenn nun bei dem Aufspringen der Hülse — was in der Natur nur selten geschehen dürfte — noch einige Samen an den Klappen sitzen geblieben sein sollten, so werden diese schliesslich durch die enger werdenden Windungen mit einem Ruck weit hervorgeschellt.

Diese Verhältnisse sind nun in folgendem Bau der Hülse begründet. An der nach oben gerichteten Bauchnath, welche von den sie umgebenden Theilen der Klappen durch eine seichte Furche sowohl innen wie aussen ausgezeichnet ist, liegen rechts und links von diesen Furchen zwei starke Gefässbündelstränge, an denen der Basttheil, auf dem Querschnitt wurstförmig erscheinend, Fig. 17b, sehr stark ausgebildet ist, während die Gefässe und die dazwischen liegenden Zellen, g, keine merkliche zur Haltbarkeit dienende Verdickung zeigen. Zwischen beiden Gefässbündelsträngen verläuft von Aussen bis nach Innen eine mehrere Zelllagen breite Schicht von Collenchymzellen, die zwar nicht leicht bei ihren Eckverdickungen sich von einander lösen, durch welche aber doch eine Stelle zwischen den beiden Baststrängen hervorgebracht ist, an welcher später ein Riss erfolgen kann. Gerade der Umstand, dass diese Rissstelle nicht von ganz zartwandigen, leicht sich voneinander lösenden Zellen gebildet wird, ist von Wichtigkeit, indem nun ein stärkerer Widerstand durch die beim Eintrocknen eintretenden Spannungsverhältnisse zu überwinden ist, so dass bei dieser endlichen Ueberwindung ein starker Ruck, der die Samen wegschleudert, eintreten muss. Einen ähnlichen Bau zeigt die Rückennath, Fig. 18. Unter der dort gleichfalls befindlichen Einbuchtung liegt ein Gefässbündelstrang, der Mittelnerv des Fruchtblattes, welcher in seiner Mitte nur durch einen schmalen Streifen Collenchymgewebe getrennt ist, wodurch hier an dieser Stelle zwar auch ein Riss entstehen kann, aber nicht so leicht, wie an der Bauchnath, so dass also diese Rückennath sich erst später spaltet als die Bauchnath. Innerhalb und ausserhalb der am Rücken und Bauch verlaufenden Gefässbündel ist die Fruchtwand aus ganz dünnwandigen Zellen zusammengesetzt.

Die Hauptursache des durch den Bau der beiden Näthe ermöglichten Schleudermechanismus liegt nun im Bau der Hülsenklappen. Die Innenseite dieser Klappen wird von dünnwandigen etwas bauchig ins Innere hineinragenden polyedrischen Zellen gebildet, welche für den Schleudermechanismus von keiner Bedeutung zu sein scheinen. Daran schliesst sich aber eine mehrreihige Schicht Fig. 17 u. 18h, von stark verdickten, langgestreckten prosenchymatischen Zellen, welche mit ihrer Längsrichtung zur Längsrichtung der Klappen schief gestellt sind, und zwar so, dass sie von dem hinteren Theile der Rückennath aus nach dem vorderen Theile der Bauchnath zu verlaufen. Diese hartzellige Schicht hört nun aber

beiderseits an den Stellen auf, wo sie an die Bauch- und Rückennath stösst, so dass hier nur weiche Elemente liegen, Fig. 17 u. 18. Auf die genannte Schicht folgt dann eine aus vielen Lagen gebildete Schicht von parenchymatischen dünnwandigen Zellen, welche zwar auf der Aussenseite etwas in der entgegengesetzten Richtung, wie die dickwandigen Zellen gestreckt sind, ein Umstand der jedoch bei der Weichheit derselben für den Oeffnungsmechanismus der Hülse nicht in Betracht kommt. Durchzogen ist diese Parenchymschicht von anastomosirenden Gefässbündelzweigen, die sich einerseits an die Gefässbündel des Bauches, andererseits die des Rückens anschliessen.

Bei dem Eintrocknen der Hülsenklappen zeigt es sich nun — was bei den Früchten von *Ricinus* noch deutlicher wird — dass die äussere Parenchymschicht für den Schleudermechanismus nicht von der zu erwartenden Bedeutung ist und nicht bei der Dünnwandigkeit ihrer Zellen bewirkt, dass bei Eintrocknung dieser die Hülsenklappen sich nach aussen umrollen. Die Eintrocknung der Parenchymschicht bewirkt keine derartige Spannung in derselben, welche die Spannung der darauf folgenden verdicktwandigen Schicht überwinden könnte, vielmehr findet gerade das Gegentheil statt. Diese mehrschichtige Zone verdicktwandiger Zellen zeigt nämlich ein starkes Bestreben sich bei Eintrocknung zusammenzuziehen, dessen Erfolg nun aber nicht der ist, dass die ganzen Hülsenklappen sich von oben nach unten uhrfederig einrollen, vielmehr findet eine schraubige Aufdrehung statt, welche nun eben in dem zur Klappenlänge schief gestellten Verlauf der dickwandigen Zellen ihren Grund hat. Bei diesem schiefen Verlauf wäre ein Aufrollen der Hülsenklappen der Länge nach eben so schwierig, als wenn man etwa eine Strohmatte in einer zu den Strohhalmen schief gestellten Richtung aufrollen wollte. Durch diese Spannungsverhältnisse der Klappen geschieht es nun, dass endlich der Zusammenhang derselben zuerst an den dünnwandigen Stellen der Bauchnath und dann derjenigen der Rückennath aufgelöst wird, die Klappen fahren mit einem starken Ruck auseinander und folgen dabei sogleich ihrem Bestreben sich schraubig aufzurollen, und durch beides, den Ruck beim Aufspringen der Hülse und das schiefe Umrollen der Klappen, werden nun die Samen fortgeschleudert. Geregelt wird übrigens das Aufrollen der Klappen noch dadurch, dass dieselben von einem hartzelligen Rande umzogen sind, nämlich den harten Theilen der auf Rücken- und Bauchnath verlaufenden

Gefäßbündel; wird von einer Hülsenklappe durch Aufweichen der Parenchymschicht eine Entfernung dieser ermöglicht und wird hierbei nicht die Berandung der Klappe abgerissen, so rollt sich diese letztere bei Eintrocknung gerade so zusammen, wie im unverletzten Zustande, während nach Entfernung der umrandenden harten Stränge die Umrollung eine etwas andere wird.

Dass durch die schiefe Aufrollung der Klappen das Fortschnellen der Samen mit bewirkt wird, kann man leicht daran sehen, dass man die mit den Samen noch besetzten schon etwas aufgerollten Klappen in ihre ursprüngliche Lage zurückdreht und dann plötzlich wieder loslässt, wobei die früher fest sitzenden Samen losreißen und weit weggeschleudert werden. Ein Zurückdrehen der schraubig aufgerollten Klappen kann man auch durch Anfeuchtung derselben hervorrufen; sie strecken sich dann ganz gerade auch nach Entfernung der Parenchymschicht, woraus am besten hervorgehen dürfte, dass die Innen liegende verdicktzellige Schicht der Sitz des ganzen Mechanismus ist.

Ähnlich wie bei *Lupinus luteus* verhält sich der Schleudermechanismus der anderen untersuchten *Lupinus*-Arten, ferner bei *Lathyrus odoratus* und ein Gleiches wird wohl bei vielen anderen Leguminosen der Fall sein. Schon Kraus<sup>1)</sup> hat einen ähnlichen Fruchtbau für mehrere Papilionaceen beschrieben, ohne jedoch auf den Zusammenhang dieses Baues mit dem Oeffnungsmechanismus der Früchte einzugehen. Abweichend wird der Bau sicherlich in den Fällen sein, wo die Hülsen sich nicht öffnen, und wo dann eine andere Vorrichtung zur Verbreitung der Samen eintritt (Fleischigsein, Zerfallen in einzelne Glieder, Besetztsein mit Haken und Stacheln etc.). Auch bei hängenden sich öffnenden Hülsen ist wahrscheinlich die Samenverbreitungseinrichtung abweichend, z. B. bei *Cytisus Laburnum*; doch liegt es nicht im Bereich der vorliegenden Untersuchungen auf diesen Punkt einzugehen<sup>2)</sup>. Hingegen dürfte es von Interesse sein hier eine briefliche Mittheilung von Fritz Müller über das Samengeschleuder von *Bauhinia brasiliensis* einzufügen: „Da hörte ich — schreibt derselbe in einem Briefe aus Itajahy, St. Catharina vom 13. August 1870 — am Abend wo Frost befürchtet wurde ein sonderbares Bombardement, ein rasch sich wiederholendes Knacken, als wenn dünnes Rohr im Feuer platzt,

1) Pringsheim's Jahrb. V. p. 121.

2) Man vergleiche darüber Roepers Uebersetzung von De Candolle's Pflanzenphysiologie II. p. 238.

und dazwischen ein Geräusch als würde mit einer Hand voll kleiner Steinchen in einen Baum geworfen. Es waren zwei Bäume von *Bauhinia brasiliensis*, die ihre Samen austreuten; die aufspringenden Klappen der etwa 6 Zoll langen Hülsen rollen sich schraubenförmig auf und schleudern dabei die Samen bis über 20 Schritt weg.“ Ein ähnliches Bombardement können wir auch bei uns herbeiführen, wenn wir die verschiedenen Schleuderfrüchte im Zimmer aufstellen, wo dann im Laufe der Zeit bald gegen diese, bald gegen jene Wand eine Samengeschoss abprallt.

Gleichfalls aus der sitzen bleibenden Fruchthülle werden hervorgeschleudert die Samen von

### *Hamamelis virginica* (Taf. II. Fig. 29).

Aus dem zweifächerigen Fruchtknoten entwickelt sich hier eine Frucht, welche in einer schwammigen äusseren Schicht zwei Steine enthält, die durch das Verholzen der inneren Wände jedes Fruchtfaches entstanden und je einen Samen enthalten. Jeder dieser Steine hat sowohl auf seinem Rücken als auf der der Fruchtscheidewand zugekehrten Seite eine Naht, an welcher der Zusammenhang seiner verhärteten Wand ein geringerer ist, als an den übrigen Stellen. Bei der Reife werden nun die Spannungsverhältnisse derartig, dass jede Steinhälfte sich mit einer kleinen Drehung nach aussen umzubiegen strebt, aber noch nicht sogleich durch diese Spannung einen Riss an den Näthen verursachen kann; dieser entsteht vielmehr erst dann, wenn die Spannung eine besonders starke geworden, wobei dann endlich jeder Stein, Fig. 29, in zwei Klappen von oben nach unten bis zur Hälfte seiner Länge aufreiss, und nun der glatte Same, da er beim Umbiegen und Drehen der Steinklappen einen starken Stoss von unten her erhält, weit hinweggeschleudert wird. Die schwammige Schicht der Frucht scheint keinen Spannungseinfluss auszuüben, sie wird nebst der gleichfalls leicht zerreisbaren Fruchtscheidewand beim Aufspringen der Steine auseinander gerissen. — Eine anatomische Untersuchung der reifenden Früchte konnte nicht angestellt werden, da der Schleudermechanismus erst an den reifen Früchten aufgefunden wurde. Analog den vorher genannten Fällen wird aber wohl an der Rissstelle der Steine ein Strang von Zellen liegen, die weniger verdickt sind als die der Umgebung. Wenn einmal die beiden Klappen der Steine oben auseinander gewichen sind, so ist es

nicht mehr möglich dieselben in ihre frühere Lage durch einen Druck zurückzubiegen, wohl kann man aber dieses Zurückbiegen allmählig dadurch bewirken, dass man die Frucht anfeuchtet.

Wenden wir uns nunmehr zu solchen Fällen, bei denen nicht die einzelnen Samen aus der fest sitzen bleibenden Fruchthülle herausgeschleudert werden, sondern wo diese selbst, wenigstens zum Theil sich mit löst. Hier treten dann noch wieder weitere Verschiedenheiten und Abstufungen in der Weise hervor, dass in den einen Fällen die Samen aus dem geschleuderten Fruchttheil selbst hinausfliegen und nicht mit ihm im Zusammenhang bleiben, während in anderen selteneren Fällen der Samen in dem geschleuderten Fruchtstück dauernd fest sitzt. Lassen wir diese letzteren einstweilen bei Seite und wenden uns zu den ersteren, so haben wir hier solche Fälle zu verzeichnen, wo entweder die ganze Frucht sich löst und fortgeschossen die Samen weg-schleudert, oder wo bei dem Schleudern noch Theile der Frucht sitzen bleiben. Zu letzteren Fällen gehören besonders die Diosmeen, von denen wir

*Coleonema album* (Taf. III. Fig. 40 u. 41)

näher besprechen wollen. Es dürfte sich der Kürze halber empfehlen hier den Schleudermechanismus zugleich mit dem ihn bedingenden anatomischen Bau der Frucht zu untersuchen. Die Frucht ist fünflappig, die einzelnen Lappen hängen nur in der Mitte zusammen und haben auf dem Querschnitt ungefähr eine rhombische Gestalt, Fig. 40, jedes Theilstück enthält einen einzelnen Samen mit glänzender sehr glatter Oberfläche. In der Fruchtwand, welche diese Samen eng umschliesst, sind zwei ganz verschieden gebaute Schichten zu unterscheiden, eine äussere breitere, welche aus dünnwandigen parenchymatischen Zellen zusammengesetzt ist und hier und da kugelige Oelbehälter besitzt, und eine innere etwas schmalere, die aus stark verdickten in die Länge gezogenen von oben nach unten etwas schief verlaufenden Zellen besteht. Diese innere Schicht grenzt ohne Uebergangszellen scharf an das Parenchym an, so dass beim Austrocknen die ganze äussere weiche Schicht sich von der inneren harten löst, die als eine papierartige Masse erscheint. Diese innere harte Schicht erleidet nun in jedem Fache an der dem Centrum der Frucht zugekehrten Seite, wo die Placenta mit den Samen in das Fach hineinragt, eine Unterbrechung, und es liegen an dieser Stelle ganz dünnwandige Zellen, so dass hier

leicht ein Längsriß erfolgen kann. Ebenso ist an der oberen horizontalen Kante jeder Theilfrucht eine kleine Unterbrechung der harten Schicht wahrzunehmen, Fig. 41, über welche eine Rinne in der weichen Schicht sich befindet, so dass hier gleichfalls beide Schichten leicht durchrissen werden können. Endlich ist die harte Zellschicht auf dem Rücken jedes Fruchtlappens zwar nicht unterbrochen, jedoch um ein bedeutendes verschmälert, so dass hier auch die Möglichkeit eines Aufreissens gegeben ist, aber derartig, dass dies Aufreissen erst nach dem Aufreissen der zwei anderen Seiten eintreten kann. Nach diesem anatomischen Bau erfolgen also in jedem Fruchtlappen, der sich gleichzeitig durch Eintrocknung in die harte und weiche Schicht scheidet, zur Fruchtreife mit Leichtigkeit zwei Risse, der eine senkrecht in der Nähe des Fruchtcentrums, der andere horizontal an der oberen scharfen Kante jedes Fruchtlappens, während auf dem Rücken das Aufspringen desselben mehr erschwert ist. Zu gleicher Zeit löst sich die Gesamtheit der Fruchtlappen von dem Centrum der Frucht dadurch ab, dass in dasselbe die inneren Enden der parenchymatischen Schicht genannter Fruchtlappen mit stark verdickten senkrecht gestellten Zellen hineinragen, Fig. 40. Durch Eintrocknung lösen sich also alle weichen Theile von allen harten an den beschriebenen Stellen ab, so dass nun, wenn die Frucht sich von oben beginnend geöffnet hat, in der äusseren weichzelligen Hülle die 5 hartzelligen Theilkapseln je mit einem Samen frei und lose da liegen. Bei den weiteren Eintrocknungsverhältnissen presst nun die stark sich zusammenziehende äussere Schicht immer stärker auf die inneren hartwandigen Theilkapseln, bis sie dieselben endlich aus sich nach oben herausdrückt. Diese haben nun aber weiter bei dem schiefen Verlauf ihrer Zellen derartige Spannungsverhältnisse, dass sie, wenn sie dem Drucke, in welchem sie sich bis dahin nach aussen befanden, entgangen sind, von oben her nach rechts und links auseinanderklappen, während sie an dem unteren Theile ihres Rückens vereinigt bleiben, durch welche Art des Oeffnens nun plötzlich ein derartiger Druck von unten her auf die glatten Samen ausgeübt wird, dass diese mit Leichtigkeit hervorglitschen und eine Strecke weit fortgeschleudert werden. Nach dem Fortspringen der harten Theile der Frucht mit den Samen ziehen sich die äusseren ursprünglich weichen nach innen zu ganz stark und eng zusammen, woran man am besten den Druck erkennen kann, den sie vorher auf die inneren harten, nun hinausgepressten Schichten ausübten.

Bei *Dictamnus Fraxinella* ist die Schleudereinrichtung, deren anatomischer Bau jedoch nicht näher untersucht wurde, eine ganz ähnliche wie bei *Coleonema album*. Jeder der 5 Fruchtlappen platzt an der Spitze der Länge nach in seiner äusseren weichen Schicht auf, und es liegen nun die 5 Theilfrüchte mit ihrer papierartig hornigen Membran frei und lose in der äusseren Fruchtwand. Allmählig platzen auch sie von ihrer Bauchnath aus auf, durch die Eintrocknungsverhältnisse wird der Druck, den ihre auseinander zu klaffen strebenden Wände auf die ihrerseits nach innen drückende Aussenwand der Frucht ausüben, endlich so stark, dass die Theilfrüchte hervorspringen und nun bei plötzlicher Befreiung ihren Spannungsverhältnissen folgend die glatten Samen, welche hier zu mehreren beisammen liegen, fortschleudern. Bemerkenswerth ist hier noch, dass der Fruchtknoten in der Blüthe und die reifende Kapsel an der Pflanze mit ihrem Gipfel nach abwärts gerichtet sind, während sie zur Reifezeit sich aufrichten. Durch diese Aufrichtung wird es ermöglicht, dass die Samen nach allen Seiten hin im Bogen fortgeschleudert werden, während, wenn die Fruchtspitze nach unten läge, sie in direkter Linie auf den Boden abgeschossen, also nur in nächster Nähe verbreitet werden würden.

Auch eine grosse Anzahl von Euphorbiaceen ist mit Schleuderfrüchten versehen, die derartig sind, dass sie sich in meistens 3 Theile (cocci) spalten, wobei dann aus jeder Theilfrucht bei ihrem Loslösen der Same hinausgeschossen wird; nur eine Mittelsäule der Frucht bleibt stehen. Neben *Hura crepitans* dürfte die Gattung

#### *Ricinus* (Taf. II. Fig. 27 u. 28)

das beste Beispiel dieser Schleudereinrichtung darbieten. Die drei Theile der Frucht sitzen vor ihrem Ab- und dem unmittelbar darauf folgenden Aufspringen einer Mittelsäule der ganzen Frucht eng und fest an. Beim Eintrocknen fangen sie dann von der Basis der Frucht an sich loszulösen bis auf etwa  $\frac{1}{3}$  der Fruchtlänge, wo sie noch fest aneinander sitzen bleiben. Zu dieser Zeit tritt nun durch weitere Eintrocknungsverhältnisse, die jedenfalls, wie in den vorher besprochenen Fällen im anatomischen Bau der Fruchtwand begründet sind, ein derartiger Spannungszustand in jeder Theilfrucht ein, dass die eine Seite, ähnlich wie bei den Leguminosen sich nach rechts, die andere nach links umzurollen strebt; endlich wird die Spannung dann so stark, dass die Theilfrüchte an der



Stelle, wo sie noch an der Spitze untereinander zusammen hingen, losgerissen werden, und dass nun die frei gewordene Spannkraft ein Auseinanderreißen der ganzen Theilfrucht in zwei Klappen bewirkt, welche Klappen, von der Spitze der Frucht im Aufreißen ihren Anfang nehmend, dadurch von unten her so auf den glatten Samen drücken, dass dieser weit weggeschleudert wird. Bei manchen Ricinus-Früchten ist nur ein einfaches Auseinanderfahren der Klappen von der Spitze her zu bemerken, Fig. 27, in anderen Fällen, Fig. 28, sieht man aber deutlich, dass die beiden Klappen sich rechts und links etwas schraubig aufdrehen, so dass es wahrscheinlich wird, dass auch bei den gerade erscheinenden Klappen die zur Aufdrehung führenden Spannungsverhältnisse vorhanden sind, aber wegen zu grosser Dicke der Klappen nicht so gut in Wirksamkeit treten können. Durch diese Drehung wird dann auch nicht bloss ein Druck von unten auf die Samen ausgeübt, sondern auch vom Rücken der Theilfrucht her gegen die gegenüberliegende offene Seite derselben hin, wo der Same leicht hinausfliegen kann. — Aufzuklären bliebe noch der Punkt, was es für einen Nutzen zur Samenverbreitung hat, dass die reifen Kapseln von Ricinus hängen, während die Fruchtknoten in der Blüthe und die jungen Früchte eine aufrechte Stellung einnehmen. Dieses Verhältniss muss noch näher untersucht und in seinem Nutzen erforscht werden, der, nach analogen Fällen zu urtheilen, jedenfalls vorhanden sein wird. Bemerkt sei noch, dass bei dem Schleudermechanismus die äussere parenchymatische Schicht der Früchte keine Mitwirkung zu haben scheint, indem dieselbe vor dem Aufspringen der Theilfrüchte der Länge nach in Stücken zerreisst und hierbei keinen Druck mehr auf die harten Theile der Kapsel ausüben kann. Diese Unwichtigkeit der Parenchym-schicht giebt es an die Hand, dass auch in solchen Fällen, wo dieselbe, wie bei den Leguminosen, nicht zerreisst, sie bei dem Schleudermechanismus eine untergeordnete Rolle gegenüber der Schicht dickwandiger schief verlaufender Zellen spielen wird.

Während bei den bis dahin besprochenen trockenen Schleuderfrüchten der Mechanismus derartig eingerichtet ist, dass beim Ab-springen der Samen und ihrer Umhüllung noch immer ein Theil der Frucht stehen bleibt, so haben wir andere Fälle zu verzeichnen, wo die Frucht in ihrer Ganzheit mit den Samen davon springt, von welchen Fällen wir zuerst die Gattung

## Collomia (Taf. III. Fig. 42—45)

besprechen, deren Arten alle die Samen und Kapseln weit weg-schleudern, und als Ursache hierzu auch einen untereinander ähnlichen Fruchtbau haben. Die Kapsel, z. B. von *Collomia gracilis*, welche im unteren Theile vom bleibenden glockigen Kelch eng eingeschlossen wird, ist in ihrem oberen Theile schwach dreilappig; die drei vertieften Rinnen entsprechen den drei Scheidewänden, während die Mitte der drei Lappen zugleich die Mitte jedes, einen einzelnen Samen enthaltenden Faches ist. Zur Zeit der Reife und Eintrocknung der Kapsel entstehen an diesen drei Linien, Fig. 42r, Längsrisse, ferner reißen die Scheidewände an einer Stelle der Länge nach durch, Fig. 42 bei a, welche etwas näher der äusseren Wand der Kapsel als dem Centrum dieser liegt, so dass wir hier eine Form einer *Capsula septifraga* haben. Bei diesem Aufreißen findet nun noch kein Hervorschleudern der Samen statt, sondern dieselben liegen nunmehr nur offen in ihren Fächern da. Bei Kapseln, die sich in diesem Zustande befinden, kann man aber bei fortgesetzter Eintrocknung bald den Schleudervorgang erwarten. In Folge der Austrocknungsverhältnisse haben nämlich die Kapselklappen, welche im Querschnitt die Form eines von vorne gesehenen Vogels mit ausgebreiteten Flügeln besitzen, das Bestreben, mit ihren Flügelrücken sich nach aussen zu nähern, werden aber an dieser Annäherung dadurch gehindert, dass der feste Kelch die Kapsel, besonders unten, eng umgiebt. Die Folge hiervon ist, dass die Kapselklappen mit ihrem mittleren Theil nach dem Centrum der Frucht gedrückt werden und eine Stellung einnehmen, wie sie Fig. 42 in dem punktirten Umriss andeutet. Endlich wird der Druck, den die sich noch mehr umzubiegen strebenden Klappenflügel auf den Kelch ausüben, so stark, dass durch denselben die Kapsel an ihrem Grunde abreist und nun plötzlich der Druck der Klappenflügel gegen den Kelch derartig zur Geltung kommt, dass durch ihn die ganze Kapsel hervorgeschneilt wird, wobei die Samen, die nur lose in den Fächern liegen, bis über 5 Schritt im Umkreise der Pflanze fortgeschleudert werden. Dass dieselben früher durch den von dem Kelch auf die Klappen ausgeübten Druck eingeklemmt lagen, kann man daran sehen, dass sie trotz der Umdrehung der schon mit Rissen geöffneten Kapsel nicht herausfallen, während dies geschieht, sobald der Kelch an einer solchen Kapsel entfernt worden. Es werden hiernach sowohl die Kapsel wie die Samen aus

dem stehenbleibenden Kelch hervorgeschleudert, und dies findet normal in den meisten Fällen statt. Hingegen beobachtet man auch solche Fruchtstände, bei denen die Kapseln ohne Samen noch in den Kelchen stecken. In diesen Fällen ist nämlich die Spannung der Klappenflügel nicht stark genug gewesen, um die Kapsel an ihrem Grunde loszureissen, hat aber doch hingereicht um auf die Samen einen solchen Druck auszuüben, dass dieselben zwischen den glatten Kapselflügeln hervorgeglitscht und so in einige Entfernung fortgeschleudert sind.

Ermöglicht werden nun diese Schleudererscheinungen durch folgenden anatomischen Bau der Kapsel. Die drei Scheidewände haben in etwa  $\frac{1}{4}$  ihrer ganzen Breite, von dem Centrum der Kapsel ab gerechnet, eine Einschnürung, Fig. 42 bei a; der von dieser Einschnürung nach dem Centrum der Kapsel hin liegende Theil besteht aus horizontal gestreckten, dünnwandigen Zellen und trocknet später zu einer papierartigen Membran zusammen. Der äussere verbreiterte Scheidewandtheil hat der Länge der Kapsel nach gestreckte, dickwandige Zellen, welche sich eng an die verdickten Elemente der Kapselwand anschliessen. Durch diesen Gegensatz in der Zellstreckung und Zellverdickung an der ausserdem verschmälerten Stelle der Scheidewand ist nun das Aufreissen derselben an diesem Orte gut vorbereitet. Die anderen Risse der Kapsel, welche auf dem Rücken der drei Lappen, Fig. 42 bei r, entstehen, sind in der Weise ermöglicht, dass hier eine Region von unverdickten Zellen liegt, welche sich von dem Bau der sich daran schliessenden übrigen Kapselwand, also durch die Dünnwandigkeit ihrer Zellen, besonders auszeichnet. Diese Kapselwand, welche die Flügel der Kapselklappen ausmacht, ist nun aus drei Zelllagen, Fig. 45, gebildet, von denen die aussen und innen aus horizontal gestreckten sich nicht verdickenden Zellen besteht; die Zellen der mittleren Lage hingegen sind etwas von Innen nach Aussen gestreckt, also pallisadenartig gestellt, und besitzen geschlängelte Seitenwände, Fig. 44. Diese Seitenwände, sowie die Aussenwände sind nun stark mit einer leicht quellbaren, also bei Trockenheit stark sich zusammenziehenden Substanz verdickt, welche Verdickungsmassen von dem inneren Theil der seitlichen Zellwände nach dem äusseren derartig zunehmen, dass die Scheidewände je zweier benachbarter Zellen auf dem Querschnitt eine dreieckige mit der breiten Basis nach aussen gerichtete Verdickungsmasse zeigen, gerade so, wie dies von verschiedenen Aloe-Arten

in mehreren anatomischen Abhandlungen in Bezug auf die Oberhaut sich dargestellt findet. Die bei Eintrocknung sich stark zusammenziehende Verdickungsmasse liegt also auf der Aussenseite der Kapselwand, also auch der Klappenflügel, und es wird hierdurch bewirkt, dass diese letzteren bei der Eintrocknung das Bestreben zeigen sich nach aussen zurückzubiegen, durch welches Bestreben, da demselben der eng anliegende Kelch hinderlich ist, der mittlere Klappentheil, wie schon angeführt worden, nach dem Centrum der Kapsel und gegen die Basis der Samen hin gedrückt wird. Diese Umbiegungsverhältnisse der Klappenflügel kann man unter dem Mikroskop durch wechselndes Eintrocknen und Anfeuchten eines feinen Querschnittes erproben: bei trockenen Kapselklappen springt der mittlere Theil derselben in spitzem Winkel heraus, Fig. 42 der punktirte Umriss, während er nach Anfeuchtung wieder in die Mitte der die Spitzen der Klappenflügel verbindenden Linie zu liegen kommt, und man das Einnehmen dieser Lage als Folge des Aufquellens der genannten Verdickungsschichten leicht wahrnehmen kann. Durch diesen Eintrocknungsmechanismus werden also endlich die Samen an ihrer Basis derartig gedrückt, dass sie nach oben hin hervorglitschen, während die Kapsel selbst an ihrer Basis sitzen bleibt oder — und zwar geschieht dies in den meisten Fällen — es wird mit den gleichen Mitteln die ganze Kapsel an ihrem Grunde losgerissen, was dadurch ermöglicht wird, dass an diesem Grunde die verdichten Elemente der Kapselwände sich nicht nach abwärts in den Fruchtsiel fortsetzen, sondern nach der Mittelsäule der Kapsel umbiegen, Fig. 43, so dass nun der Kapselgrund vollständig aus zartwandigen Zellen zusammengesetzt ist, welche beim Drängen der eintrocknenden Kapselwände gegen den Kelch leicht zerrissen werden.

Wie gut dieser Samenverbreitungsmechanismus wirkt, kann man leicht bei *Collomia grandiflora* sehen, wo zur Herbstzeit eine kleine Gruppe dieser Art in einem Umkreise von 10—12 Schritt Durchmesser mit jungen Pflanzen bedeckt ist.

Interessant dürfte es sein die Frucht von *Gilia inconspicua* — mit der andere *Gilia*-Arten im Wesentlichen übereinstimmen — welche keinen Schleudermechanismus besitzt, in ihrem von *Collomia* abweichenden Kapselbau kurz darzustellen. Die Kapselwände sind hier zwar ähnlich gebaut wie bei *Collomia*, jedoch ist die ganze Kapsel fast bis zur Spitze von dem Kelch eingeschlossen und ausserdem stehen die verdickten Theile der Kapselwände in direkter

Verbindung mit denen des Kelches und des Stengels, so dass ein Abreissen der Kapsel an ihrer Basis nicht möglich ist. Compensation für diesen Mangel des Schleudermechanismus bietet der Umstand, dass die einzelnen Samen zahlreich in jedem Fache und kleiner als bei *Collomia* sind, so dass sie leichter durch den Wind verbreitet werden können.

Eine besonders bemerkenswerthe Pflanzenfamilie, bei welcher in ausgezeichneter Weise an den Früchten ein derartiger Mechanismus sich findet, dass diese Früchte beim Austrocknen in ihrer Ganzheit am Grunde losreißen, dabei aufspringen und die Samen fort-schleudern — ist die der *Acanthaceen*, von welchen

*Acanthus mollis* (Taf. I. Fig. 15 u. 16)

näher besprochen werden mag. Der Haupthalt und die Hauptstärke der Frucht liegt hier wie bei allen *Acanthaceen* in den im Centrum der Frucht sich begegnenden Placenten, von denen dann rechts und links die Samen in die beiden Fruchtfächer hineinragen, Fig. 15. Diese beiden Placenten zeigen an ihrer Begegnungsstelle ein zartwandiges sie verbindendes Zellgewebe, a, darauf folgt jederseits eine Zone stark verdickter langgestreckter Zellen, b, von welcher die Samenstränge entspringen, die ihrerseits selbst aus sehr harten Zellelementen bestehen. Auf diese harte Schicht folgt dann wieder eine weichzellige Zone, c, und auf diese eine sehr breite Zone dickwandiger Zellen, d, die der Fruchtscheidewand eine ganz enorme für das Messer schwer zu überwindende Härte verleihen. An diese Zone schliesst sich endlich ein Parenchym und darauf die Epidermis. Die dünnen äusseren Wände der Fruchtfächer zeigen an den zwei mit den Placenten abwechselnden Stellen je ein aus dünnwandigen Elementen gebildetes Gefässbündel, welches aber beiderseits von einem Strange stark verdickter Zellen, e, umschlossen wird, während an seiner Aussen- und Innenseite parenchymatische Gewebe sich befinden. An dieser Stelle tritt nun in Folge des beschriebenen Baues beim Eintrocknen der Kapsel zuerst ein Riss der Länge nach mit Leichtigkeit ein, und die Kapselfächer gehen rechts und links so weit auf, dass man in ihrem Inneren die Samen liegen sehen kann. Der Schleudermechanismus wird also allein durch die Scheidewand hervorgebracht. Diese befindet sich durch die Eintrocknungsverhältnisse in einer solchen Spannung, dass ihre beiden Theile von unten her sich nach aussen umzubiegen streben. Diese Spannung kann aber nicht sogleich in Wirksamkeit

treten, weil die Kapsel am Grunde stark befestigt ist; endlich wird aber doch die Spannung der Placenten so stark, dass sie die Kapsel vom Grunde losreisst und nun lösen sich die beiden Placenten mit einer solchen Schnellkraft von einander, dass sie sowohl selbst ein Stück fortspringen, als bei diesem Springen den an ihnen befestigten grossen Samen ein beträchtliches Stück, bis zu 6 Schritt, wegschleudern. — Bemerkenswerth ist noch, dass die Samen gerade nach entgegengesetzten Richtungen beim Abspringen der Kapsel fortgeschleudert werden, so dass, wenn diese Schüsse in einem kleinen Zimmer abgefeuert werden, die zwei grossen Samen gegen die entgegengesetzten Wände desselben anprallen.

Ganz ähnlich stellte sich der Kapselbau an *Ruellia strepens* dar, und die Schleudereinrichtung dürfte bei allen *Acanthaceen* auf dem so eben besprochenen Princip beruhen.

Gleichfalls einen derartigen Mechanismus, wo beim Austrocknen der Frucht diese in ihrer Ganzheit abreisst und die Klappen beim Auseinanderfahren die Samen fortschleudern finden wir bei

*Eschscholtzia californica* (Taf. II. Fig. 30 u. 31)

deren Kapselbau zwar Kraus<sup>1)</sup> schon mit einigen Worten beschrieben, aber ohne auf den Schleudermechanismus aufmerksam zu machen. Hier sind beim Eintrocknen der schotenartigen Frucht die beiden Klappen wegen ihres sogleich zu besprechenden anatomischen Baues in einer derartigen Spannung, dass sie sich von unten her nach aussen umzubiegen streben, welches Umbiegen aber dadurch verhindert wird, dass die Kapsel am Grunde fest sitzt. Diese Befestigung wird aber schliesslich durch noch grössere Spannung überwunden, und nun reisst die Kapsel am Grunde los, die beiden Klappen springen von unten her auseinander, wobei sie selbst ein Stück sich fortbewegen, aber namentlich die in ihnen in einer Reihe liegenden Samen nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin fortschleudern. Bemerkenswerth ist, dass ähnlich wie bei der an *Cardamine hirsuta* besprochenen Einrichtung die Samen hier verschieden weit fliegen müssen, indem die zu unterst sitzenden in einem weiteren Bogen und mit grösserer Vehemenz fortfliegen als die höher sitzenden, so dass hier also eine Vorkehrung getroffen ist, durch welche die Samen sich nicht etwa nur in einem Zirkel um die Pflanze herum verbreiten, sondern auf der ganzen von diesem Zirkel eingeschlossenen Fläche sich vertheilen.

1) l. c. pag. 119.

Der anatomische Bau der Kapsel ist nun folgender. Jede Fruchthälfte hat 5 nach aussen hin stark, und dazwischen 4 schwach oder kaum hervortretende Längsrippen, welchen im inneren Bau 5 starke und 4 schwache Gefässbündel entsprechen, Fig. 30, von denen namentlich die ersteren einen sehr starken Basttheil besitzen; ausserdem liegt dieser Basttheil fast unmittelbar unter der Epidermis, die Zone ausserhalb der schwächeren Gefässbündel wird hingegen von einem zartwandigen Gewebe eingenommen, dessen dicht unter der Oberhaut liegende Schichten ziemlich stark mit Chlorophyll versehen sind und in ihren Elementen dicht aneinander schliessen, während die folgenden chlorophyllärmeren Zellen zwischen sich grosse Luftlücken lassen und daher ein schwammartiges Gewebe bilden, welches übrigens in den einen Kapseln mehr, in den anderen weniger hervortretend ausgeprägt ist. Die Zone zwischen den Gefässbündeln wird entweder von dünnwandigen kubischen Zellen eingenommen, oder auch in einzelnen Fällen von solchen, die schwach verdickt und dabei geport sind. Innerhalb des Gefässbündelkreises besteht die Kapsel endlich aus Parenchym, in welchem die Samen etwas eingebettet liegen, mit einer Spaltöffnungen tragenden Epidermis. Dieses innere Parenchym übt beim Eintrocknen der Kapselwände keine Spannkraft aus, sondern zerreist in Fetzen, während hingegen das äussere ohne zu zerreißen sammt der Epidermis stärker sich zusammenzieht, als die Elemente des Gefässbündelkreises, so dass jede Klappe das Bestreben hat sich nach aussen umzubiegen. Zu gleicher Zeit findet nun aber auch eine Zusammenziehung der äusseren Parenchymschichten, namentlich des schwammigen Gewebes in horizontaler Richtung statt, und die Folge davon ist, dass die Klappenränder, bei der dadurch hervorgerufenen Annäherung der Gefässbündel sich nach innen zu etwas einrollen, ein Verhältniss, durch welches die Samen zwar etwas hervorgeedrückt aber zugleich auch eingeklemmt werden und in dieser Weise beim Abspringen der ganzen Frucht nicht sogleich direkt zu Boden fallen.

Zwischen den beiden Kapselhälften verläuft nun, im Kreise der anderen Gefässbündel stehend, noch ein weiteres Gefässbündel, Fig. 30a, — also zwei, auf jeder Seite eins — dessen verdickte zellige Basttheil sehr stark ausgebildet ist und eine derartige Lage hat, dass zwischen ihm und dem Basttheil der rechts und links benachbarten Gefässbündel nur ein schmaler Zwischenraum bleibt, welcher von chlorophyllhaltigem Parenchym oder chlorophyllarmem

Schwammgewebe eingenommen ist, so dass hier zwischen den drei benachbarten Gefässbündeln zwei von innen nach aussen verlaufende Streifen liegen, die ganz aus dünnwandigen Elementen zusammengesetzt sind, welche Streifen dann im Innern der Kapsel auf die Placenten zu führen, die ihrerseits von einem weichzelligen Gefässbündel der Länge nach durchzogen werden. Durch diesen Bau der an den Placenten liegenden Kapselwand ist nun das Öffnen der Kapsel ermöglicht, indem diese beim Eintrocknen der Länge nach von oben nach unten an den beiden gegenüberstehenden Seiten aufreissen kann. In den seltensten Fällen finden jedoch diese beiderseitigen Risse, also im Ganzen deren 4, an der Kapsel wirklich statt, in Folge deren ja zwischen den Klappen die beiden Gefässbündel borstenartig frei werden würden, vielmehr ist es meistens so, dass nur einer der Risse jederseits entsteht, so dass hierdurch entweder jede Klappe an einer Seite eines dieser Bündel trägt, oder dass eine Klappe deren zwei hat, die andere keines. Für den Schleudermechanismus ist diese Verschiedenheit von keiner Bedeutung, da doch in jedem Falle beim Aufreissen der Kapsel die rechts und links an den Placenten sitzenden Samen bei ihrer Einbettung in das Parenchym rechts und links mit fortgerissen werden.

Alle diese auf das Aufspringen der Kapsel abzielenden Einrichtungen würden schwer in Wirksamkeit treten können, wenn nun nicht der Grund der Kapsel besonders konstruiert wäre. Die verdickten Elemente der in der Kapsel verlaufenden Gefässbündel gehen nämlich am Grunde der Kapsel allmählig in eine Region von kurzzelligen Spiral- und Netzgefässen über, und die Stränge dieser verlaufen schliesslich nicht senkrecht abwärts in den Stengel, sondern biegen sich nach aussen zum Kelchbecher, Fig. 31k, um und legen sich an die Gefässbündelzone dieser an, welche Zone sich ihrerseits dann mit verdickten Elementen nach unten in den Blütenstiel fortsetzt. Im Centrum der sich nach aussen umbiegenden Gefässbündel des Kapselgrundes liegt dann ferner ganz dünnwandiges Gewebe, so dass hier ein Riss vorbereitet ist. Immerhin ist aber doch eine gewisse Kraft nöthig um diesen Riss hervorzubringen, und diese Kraft geht nun eben, wie wir gesehen haben, von den Kapselklappen aus, die in ihren Spannungsverhältnissen sich nach aussen umzubiegen streben. So wird schliesslich bei Eintrocknung die Kapsel am Grunde abgerissen, die Klappen können sich hierauf von unten her (oben bleiben sie manchmal vereinigt)



nach aussen und an ihren Rändern nach Innen umrollen und durch diesen plötzlich in Gang gesetzten Mechanismus werden die Samen fortgeschleudert.

Interessant dürfte es sein die Frucht von *Glaucium luteum*, Fig. 32, welche keinen Springmechanismus besitzt in ihrem abweichenden anatomischen Bau<sup>1)</sup> kurz zu besprechen. Die schotenartige Frucht löst sich hier nicht am Grunde ab, weil ihre verdickten Gewebtheile direkt mit den gleichartigen des Stengels in Zusammenhang stehen; ferner lösen sich hier die beiden Kapselklappen je zur Seite der beiden die Placenten tragenden Mittelstücke der Kapsel ab, so dass diese beiden Placentarstreifen mit den Samen und ihren eigenthümlichen die falschen Scheidewände hervorbringenden zartzelligen Auswucherungen in der Mitte stehen bleiben. Die Ablösung der Klappen von diesen Placentarstreifen wird nun dadurch hervorgebracht, dass hier zwischen den stark verdickten und eine breite Zone bildenden Basttheilen der im Placentarstreifen verlaufenden Gefässbündel und andererseits dem chlorophyllhaltigen Parenchym der angrenzenden Kapselklappen eine Lage von krystallhaltigen Zellen, Fig. 32a, eingeschoben ist, welche leicht sich auflöst, und dass diese Lage auf diejenige Stelle der Innenseite der Fruchtwand führt, wo die Lage verdickter Zellen, Fig. 32h, welche dieselbe auskleidet, an der Placenta aufhört. Ausserdem ist das Loslösen der Klappen von oben her durch ein unterhalb der Narbe sich findendes dünnzelliges Gewebe vorbereitet. — Die Klappen biegen sich nun also in Folge dieses Fruchtbaues bei Eintrocknung von den Placentarstreifen ohne die Samen zurück, welche in besagten Streifen eingebettet bleiben, so dass sie von hier nach und nach durch den Wind losgerissen und verbreitet werden.

Während wir in dem Vorhergehenden solche Fälle von Schleuderfrüchten betrachteten, wo entweder nur die Samen aus der stehen bleibenden Fruchtwand hinweggeschleudert werden, oder wo zwar noch andere Theile der Frucht ausser den Samen abspringen, aber doch aus diesen abspringenden Theilen die Samen frei hervorgeschneilt werden, so haben wir nun noch derartige Fälle zu besprechen, wo die einzelnen Samen beim Wegschleudern nicht frei werden, sondern fest in den Fruchtwänden eingeschlossen bleiben. Das am besten zu beobachtende Beispiel dieser Art bietet die Gattung *Erodium*, von welcher wieder nun das

1) Man vergleiche auch Kraus l. c. p. 118.

*Erodium Gruinum* (Taf. III. Fig. 33—37)

wegen seiner grossen Früchte sich am besten zur Untersuchung eignet. Dass bei den *Erodium*-Arten die Theilfrüchte in eigenthümlicher Weise sich in den Boden bohren, ist eine bekannte Sache und schon von August und Hanstein<sup>1)</sup> näher besprochen, weniger dürfte es bekannt sein, dass diese Theilfrüchte nicht direkt auf den Boden fallen, sondern in ziemliche Entfernung von der Mutterpflanze hinwegschnellen. Wenn die Früchte reif werden so lösen sich bei allmäliger Eintrocknung die den Samen tragenden 5 Theile derselben von unten her-los, bleiben einstweilen aber noch mit dem Rande ihrer nach oben gerichteten Schwänze untereinander verbunden und ebenso an der Innenseite dieser letzteren mit der später stehen bleibenden Mittelsäule des ganzen Fruchtschnabels, von dem sie einen Theil ausmachen. Endlich überwindet jedoch bei weiterer Eintrocknung die hierdurch hervorgebrachte Spannung, bei welcher die Schwänze sich nach aussen umzubiegen streben, sowohl den Zusammenhang dieser Schwänze untereinander, als mit der Mittelsäule des Schnabels, und nun springen diese Theilfrüchte, deren unteres Stück den Samen fest umschliesst, rings umher in einer Entfernung bis zu 5 Schritt mit grosser Elasticität auseinander. De Candolle<sup>2)</sup> meint, dass der Wind die genannten Theilfrüchte verbreite, nachdem durch das Auseinanderspreitzen ihrer Haare sie sich von der Mittelachse abgelöst; das elastische Abspringen scheint derselbe also nicht beobachtet zu haben.

Dieser Schleudermechanismus ist wieder im Bau der Frucht vorbereitet. Noch ehe die Blüthe aufgeht ist in dem Schnabel des Fruchtknotens die Fortsetzung der 5 Fruchtknotenhöhlungen, welche an centralen Placenten je 2 Samenknospen enthalten, fast bis zum Gipfel des genannten Schnabels zu verfolgen, wo sie in das unter den Narben liegende leitende Gewebe übergehen. Diese 5 Höhlungen im Schnabel haben auf dem Querschnitt, Fig. 33, eine halbmondförmige Gestalt, und es zeigt sich auf ihrer konvexen Seite schon der Beginn einer Haarbildung. Das Centrum des Schnabels ist von einem parenchymatischen dünnwandigen Gewebe eingenommen, wie überhaupt alle Zellen eine ziemlich gleiche Gestalt und keine

1) Verh. d. naturh. Ver. f. Rheinl. u. Westph. 1868, Sitzungsber. p. 95.

2) Roeper's Uebersetzung II. p. 243.

Verdickung zeigen. In der Blüthe ist darauf eine centrale Höhle im Schnabel durch Resorption der dort liegenden dünnwandigen Zellen entstanden, die Pollenschläuche wachsen aber nicht in dieser hinab, sondern dringen von den Narbenpapillen aus durch eine kurze Strecke geschlossenen Gewebes direkt in die 5 zu den unteren Fruchtknotenhöhlungen führenden Gänge des Schnabels, in welchen letzteren nunmehr die Haarbildung auf der konvexen Seite weiter fortschreitet. — Hat die Frucht beinahe ihre endgültige Grösse erreicht, so haben sich bis zu dieser Zeit alle beschriebenen Theile stärker ausgedehnt, namentlich aber die 5 Kanäle, wodurch nun der Schnabel fünffächerig erscheint, Fig. 34, was früher nicht so hervortrat. In der Ausbildung der einzelnen Gewebe hat sich ferner bis zu dieser Zeit eine Zone von 5, auf dem Querschnitt etwa wurstförmigen Zellparthien, Fig. 34h, ausgebildet, von den halbmondförmigen Höhlungen je nach aussen liegend. An der Aussenseite dieser 5 Zellparthien verläuft in der Mitte je ein Gefässbündel, ebenso verlaufen in den 5 Scheidewänden des Schnabels je 2 in einiger Entfernung von einander radial gestellte Gefässbündel. Alle diese 15 Bündel zeigen keine stark verdickten Elemente. Nunmehr findet schliesslich eine starke Verdickung der Zellen statt, welche die 5 genannten auf dem Querschnitt wurstförmig erscheinenden Parthien, Fig. 34h, ausmachen, und diese Verdickung schreitet fast bis zum Verschwinden des Zelllumens fort, so dass diese Stränge eine grosse Festigkeit erhalten und der Eintrocknung gut widerstehen können. Nach aussen sind sie von einer aus mehreren Zelllagen gebildeten Parenchymschicht bedeckt, und nach Innen liegen an ihrer dort freien Mitte einzellige Haare von verschiedener Länge, welche zu den bei dem Einbohren der Theilfrüchte in den Erdboden eine Rolle spielenden Borsten heranwachsen. Beiläufig mag erwähnt werden, dass diese Haarzellen eigenthümliche Verdickungsverhältnisse zeigen: ihre Wände verdicken sich nämlich nicht von Anfang an gleichmässig, sondern in Längsstreifen, Fig. 35 u. 36; doch verschwindet allmählig diese Streifenbildung bei weiterer Verdickung, so dass diese schliesslich auf allen Seiten eine gleichmässig starke ist, Fig. 37. — An ihren beiden Seiten grenzen die hartzelligen Stränge an das dünnwandige Parenchym der Schnabelscheidewände, Fig. 34.

Durch diese Verhältnisse ist nun das Abspringen der äusseren Schnabeltheile bedingt: beim Eintrocknen zieht sich die äussere Parenchymschicht schneller und stärker zusammen als jedes ihr

nach innen anliegende verdicktzellige Bündel, so dass jeder der 5 Theile der äusseren Schnabelwand sich nach aussen umzubiegen strebt; anfangs bleibt er aber noch in Verbindung mit den Schnabelscheidewänden, bis er endlich durch weitere Spannung von diesen losreisst und mit Schnelligkeit nach rückwärts umbiegt, so als Schwanz jeder einzelnen Theilfrucht erscheinend, gebildet aus dem Rücken eines Carpellarblattes, während die beiden Ränder des letzteren zurück bleiben und untereinander vereinigt die stehende bleibende fünfflügelige Mittelsäule des Fruchtschnabels bilden.

Nach dem so eben beschriebenen Bau der Theilfruchtschwänze ist nur das Rückwärtsschnellen derselben erklärt, nicht aber der Umstand, dass dieselben sich bei und nach diesem Abspringen nicht uhrfedrig, wie bei *Geranium*, sondern schraubig zusammen drehen. Dies Verhältniss wird nun dadurch hervorgebracht, dass die Schnabelklappen nicht wie bei dem später zu besprechenden *Geranium*, senkrecht von der Basis nach der Spitze verlaufen, sondern schon in der noch saftreichen Frucht eine deutliche Drehung nach rechts zeigen, die besonders an dem schiefen Verlauf der zwischen zwei zukünftigen Klappen liegenden Thäler ersichtlich wird. Durch diese Drehung nach rechts kommt es nun ganz natürlich, dass die beim Eintrocknen ihrer Parenchymschicht nach rückwärts sich umzubiegen strebenden Schnabelklappen sich nicht gerade, sondern in linkswendiger Windung umdrehen und so die eigenthümliche Vorrichtung bilden, durch welche die Theilfrüchte sich in den Boden bohren.

Es bleibt noch übrig einige Worte über den unteren samentragenden Theil der Früchte zu sagen. Die 5 Schnabelkanäle gehen nämlich nach einer kleinen Verengung in die erweiterten 5 Fruchtfächer über. Die Aussenwände dieser, mit starken Haaren bedeckt, zeigen aussen eine Schicht dünnwandigen Parenchyms, darauf zur Reifezeit eine mehrreihige Schicht senkrecht gestreckter, stark verdickter Zellen, an welche sich eine gleiche von horizontal gestreckten anschliesst, durch welche beiden sich kreuzenden Schichten eine grosse Haltbarkeit der Fruchtwand hervorgebracht wird. Diese beiden Schichten dickwandiger Zellen gehen aber ebensowenig, wie die verdicktzelligen Stränge des Schnabels bis zum Centrum des Fruchtknotens vor, sondern dieser wird von den weichen Placenten und deren zartzelliger Umgebung eingenommen. Wenn nun die Theilfrüchte von unten her bei Eintrocknung ihrer äusseren Parenchymschicht sich zusammen zu ziehen streben, so

reißen sie dabei im Centrum der Frucht von einander, und in jeder sitzt der aus einer der beiden Samenknospen gebildete Same, anfangs nach Innen ohne Bedeckung; durch weitere Eintrocknung der Wände jeder Theilfrucht ziehen sich aber die Ränder derselben über dem Samen zusammen, so dass nun, wenn auch der Schwanz jeder Theilfrucht losreisst und diese dabei in ihrer Ganzheit fort-springt, der Same nicht weggeschleudert werden kann, sondern fest eingeschlossen bleibt.

Im Ganzen sehr ähnlich wie bei *Erodium Gruinum* stellte sich der Früchtebau von *Pelargonium zonale* (Taf. III. Fig. 39, 47 u. 48) heraus. Obgleich diese nun nicht zu den Springfrüchten gehören, möge doch des Vergleiches wegen auf sie eingegangen werden. Hauptsächlich abweichend ist es, dass hier die Schnabelklappen ganz gerade verlaufen und nicht in schiefer Linie nach rechts gewendet erscheinen, aber dennoch beim Abtrocknen sich in links gewundener Spirale zurückdrehen; wie bei *Erodium*. Es wird wahrscheinlich dass auch hier die Fasern der Klappen im ungetrockneten Zustande eine Drehung nach rechts besitzen, welche ja so schwach sein kann, dass sie äusserlich an den Grenzlinien nicht wahrnehmbar ist, immerhin aber ausreicht um beim Eintrocknen eine Rückwärtsdrehung nach links zu bewirken. Im allgemeinen haben die Schnabelklappen von *Pelargonium zonale* dadurch einen etwas anderen Bau, dass ihre zartcellige Aussenschicht breiter ist als die verdicktzellige, Fig. 39. Die Innenseite der Klappen ist mit langen Seidenhaaren bedeckt, welche auf der der Klappe zuliegenden Seite ganz stark mit einer glänzenden Substanz verdickt sind, Fig. 47 u. 48, so dass sie sich beim Eintrocknen von den Klappen wegbiegen müssen. Besonders bemerkenswerth ist im Vergleich zu *Erodium Gruinum*, dass hier die Verbindung der sich loslösenden Schnabelklappen mit den stehen bleibenden Theilen des Schnabels eine ganz schmale und geringe ist, Fig. 39, so dass hierbei die Klappen sich leicht ablösen und keine sehr starke Spannung wie bei *Erodium* nöthig ist, durch welche ja dort das Abspringen der Theilfrüchte hervorgebracht wird, während sie hier ganz langsam sich von unten nach oben ablösen. Einen Ersatz für diesen Mangel des Schleudermechanismus haben die Früchte von *Pelargonium zonale* an den schon erwähnten Seidenhaaren, durch welche die einzelnen Theilfrüchte, wenn ihre Schwänze, oben noch im Zusammenhange untereinander bleibend, sich aufgerollt haben, wie mit einem Pappus ausgerüstet erscheinen und

so vom Winde hinweggeführt werden können. Nach einiger Zeit gehen die Ränder von der die Samen einschliessenden Fruchtwand wieder auseinander, so dass nun der Same ausfallen kann, wo ihn der Wind mit seiner Behausung gerade hingeweht hat.

Während bei *Erodium* die Samen in ihrem Gehäuse fest stecken bleiben, so werden sie bei *Geranium* beim Abschleudern der Theilfrüchte aus diesen herausgeschellt, so dass dieser Fall schon vorher hätte eingereicht werden müssen; es schien aber geeigneter ihn erst hier zu besprechen, um durch Anknüpfung an die bei *Erodium* dargestellten Verhältnisse kürzer sein zu können, indem der Fruchtbau beider Gattungen fast ganz übereinstimmt und nur in der eine verschiedene Aufrollung der Schnabelklappen und das genannte Wegschleudern der Samen verursachenden anderen Konstruktion abweicht. Bei

*Geranium sanguineum* (Taf. III. Fig. 38)

ist die Zone verdickter Zellen in den Schnabelklappen sehr breit, und die darüber liegende Parenchymschicht besteht nur aus 2 Zellreihen. Hingegen stehen die Schnabelklappen rechts und links mit den stehen bleibenden Theilen des Schnabels in einer sehr breiten Verbindung, so dass es einer sehr starken Austrocknung bedarf, ehe die Theilfrüchte losreissen. Hierdurch wird nun die beim Ablösen frei werdende Schnellkraft eine um so stärkere sein, was von Wichtigkeit ist, da eine solche gegenüber *Erodium* verstärkte Schnellkraft nöthig erscheint, um die Samen, welche hier lose in der Basis der Theilfrüchte liegen, hinauszuschleudern. Bei diesem Hinausschleudern würde ferner eine schiefe Drehung der Theilfruchtschwänze hinderlich sein, da dann der Same gegen eine Seitenwand seiner Hülle und nicht aus der Spalte derselben herausgeschellt würde. Die Klappenschwänze rollen sich daher hier uhrfederig auf, was dadurch ermöglicht ist, dass ihre Trennungslinien ganz gerade an der Basis nach der Spitze des Schnabels verlaufen.

So sehen wir bei den drei besprochenen Geraniaceen<sup>1)</sup> eine im Allgemeinen sehr starke Uebereinstimmung im Fruchtbau; jedoch gerade eine Abweichung in den Punkten, welche mit dem verschiedenen Abspringen der Früchte und Samen in Verbindung stehen.

1) Auch Delpino l. c. p. 11 hat schon die Verbreitungseinrichtungen der 3 Gattungen in ihrer Verschiedenheit kurz besprochen.

Mit dem Abspringen der Früchte von *Erodium* ist noch in gewisser Weise das der Theilfrüchte von

#### Scandix

zu vergleichen, doch kann über diese Früchte einstweilen kein Aufschluss in Betreff ihres anatomischen Baues gegeben werden, und es muss eine kurze Beschreibung davon, wie das Abspringen statt hat, genügen. Es treten hier nämlich, wenn die langgeschnäbelte Frucht austrocknet derartige Spannungsverhältnisse ein, dass die beiden Theilfrüchte das Bestreben haben sich nach aussen umzubiegen. Endlich wird diese Spannkraft so stark, dass die Theilfrüchte von unten nach oben am *Carpophorum* losreissen und nun, bogig zurückgekrümmt nach rechts und links ein Stück weit fortschnellen.

Endlich sei es gestattet den Bewegungsmechanismus der Früchte von

#### *Avena sterilis* (Taf. II. Fig. 21—26)

zu besprechen, von dem zwar schon an einem anderen Orte <sup>1)</sup> die Rede gewesen, wo aber noch übrig bleibt zu zeigen, wie die das Springen der genannten Haferfrüchte bewirkenden Grannen durch ihren Bau eben dies Springen ermöglichen. Die Grannen von *Avena sterilis* haben wie die vieler anderer Gräser die Eigenthümlichkeit, dass sie nicht gleichmässig von der Basis bis zur Spitze gerade gestreckt sind, sondern, besonders im trockenen Zustande, an einer gewissen Stelle ihres Verlaufes einen Knick zeigen, an welchem der obere Theil sich an den unteren unter einem bestimmten Winkel anschliesst. Dadurch dass nun bei *Avena sterilis* <sup>2)</sup> der untere Grannentheil sich bei verschiedenem Feuchtigkeitszustande nach der einen oder anderen Seite um seine eigene Achse dreht, wird bewirkt, dass der obere Schenkel, wie ein Uhrzeiger umhergeführt wird; hierbei findet dann entweder ein Stemmen gegen den Boden, oder gegen die zweite gegenüberstehende Granne statt, in Folge wovon bei der endlichen Ueberwindung des die Drehung hindernden Gegenstandes dem ganzen Fruchtkomplex ein Ruck mitgetheilt wird, durch welchen derselbe ein Stück weit fortgeschleudert wird.

Der die Bewegung veranlassende untere Theil der Granne hat

1) Botanische Zeitung 1870, p. 873.

2) Auch bei anderen *Avena*-Arten, — *Delpino* l. c. p. 11 erwähnt *Avena fatua* — aber nicht so deutlich.

nun folgenden Bau. Derselbe besteht aus zwei verschiedenen Gewebetheilen, dem einen, dessen Zellen langgestreckt sind und sich stark mit einer sehr hygroscopischen Substanz verdicken, die Verdickungsmasse ist mit Porenkanälen versehen und bräunt sich später — und dem anderen aus dünnwandigen, anfangs chlorophyllhaltigen Zellen gebildet, die wenig in die Länge gezogen sind, mit horizontalen Scheidewänden an einander stossen und an den Seitenwänden derartig gewellt sind, Fig. 23, dass immer Wellenthal auf Thal und Berg auf Berg treffen, so dass bedeutend grosse Intercellularräume hervorgebracht werden. Hierdurch wird bewirkt, dass dies schwammige Gewebe später beim Eintrocknen zerreist ohne bei Anfeuchtung irgend welche Spannkraft wieder annehmen zu können. Diese beiden Gewebe sind nun in dem unteren Grannentheil derartig angeordnet, dass die verdickten Zellen in einem Bündel der Länge nach verlaufen, welches auf dem Querschnitt mit einem T verglichen werden kann, Fig. 24 u. 25, nur dass der Fuss desselben etwas verbreitert und der Querstrich an beiden Seiten nach abwärts gebogen. In dem Fuss dieses T, welches der Palea abgewandt liegt, verläuft ein zartzelliges Gefässbündel. Die Zwischenräume zwischen Fuss und Querstrich des T werden dann von zwei getrennten Strängen des besprochenen schwammigen Gewebes eingenommen, welches beim Anfange der Grannenaustrocknung zerreist. Der Umfang des T wird also von zwei verschieden grossen Bogen des verdicktzelligen Gewebes eingenommen. Endlich ist zu bemerken, dass die beiden Linien, welche am Umfange der Granne durch die beiden Stränge des schwammigen Gewebes hervorgebracht werden, nicht senkrecht hinauf laufen, sondern eine kleine Drehung nach rechts, im Zustande wo die Granne noch nicht ausgetrocknet ist, Fig. 21, zeigen. Tritt nun eine Austrocknung ein, so verkürzt sich die Seite des Querstriches wegen ihrer grösseren Oberfläche und geringeren Dicke, Fig. 24, stärker und schneller als die entgegengesetzte Seite, und durch diese verschiedene Stärke in der Verkürzung tritt nun eine Rückwärtsdrehung des unteren Grannentheils ein, also eine linkswendige Spirale, Fig. 22. Beim Anfeuchten quellen dann wieder die Zellen der Querstrichseite schneller auf als die der gegenüberliegenden Seite, und so wird dann wieder eine Rückwärtsdrehung bewirkt. Dieses Auf- und Zurückdrehen des unteren Grannentheils bei verschiedenem Feuchtigkeitszustande ist es nun eben, welches den oberen Grannenschenkel, wie einen Uhrzeiger bald rück- bald vor-



wärts im Kreise herumführt. Dieser obere Grannentheil zeigt in sich selbst keine Drehung; zwar besitzt er auch die beiden besprochenen Gewebstheile des unteren Grannenstückes, jedoch in einer anderen Konfiguration, nämlich so, Fig. 26, dass die durch das schwammige Gewebe getrennten, aus dem verdicktzelligen Gewebe gebildeten beiden Seiten desselben mehr oder weniger gleich stark sind, und mit gleich grosser Oberfläche nach aussen liegen, so dass also die eine Seite nicht schneller und stärker sich zusammenziehen oder ausdehnen kann, als die andere.

---

Werfen wir nun noch einen vergleichenden Blick zurück auf die morphologische Bedeutung der Theile, an denen der zum Wegschleudern der Samen dienende Mechanismus bei den Früchten sich befindet, so sehen wir, dass einstweilen nur ein Fall gefunden, nämlich in der, allerdings sehr artenreichen Gattung *Oxalis*, wo dieser Mechanismus in dem Bau der Samen selbst begründet ist. Ebenso selten scheinen die Fälle zu sein (*Avena sterilis*) wo die den Fruchtknoten umgebenden Blüthentheile das Schleuderorgan tragen; vielmehr ist es fast überall der Fruchtknoten selbst, welcher zur Frucht ausgebildet in seinem Bau das Fortschleudern der Samen bedingt. Bei diesen Schleuderfrüchten haben wir dann eine Verschiedenheit in der Weise gesehen, dass die einen saftig sind, die anderen trocken. Bei den saftigen beruht der Mechanismus, wie zu erwarten stand, in einer Schicht, deren Zellen in einer starken Turgescenz, in einem Bestreben sich weiter auszudehnen befinden, welchem Bestreben aber dadurch ein Hemmschuh angelegt ist, dass eine andere nicht so stark gespannte Gewebeschicht an die genannte angrenzt; wird dann endlich die Spannung der letzteren zu stark, so überwindet sie an gewissen dazu durch ihren anatomischen Bau geeigneten Stellen den Zusammenhang der Fruchtwände, die in Stücke zerreißen, welche bei ihrem an den beiden Seiten verschiedenen starken Ausdehnungsbestreben sich nach der schwächer gespannten Seite hin umrollen, und dieses Umrollen geschieht nun mit solcher Schnelligkeit, dass dadurch die in der Frucht befindlichen Samen fortgeschnellert werden. Ein Umrollen der Fruchtwände nach Innen sehen wir bei *Impatiens*, nach aussen bei *Cyclanthera* und *Cardamine*; abweichend hiervon ist die Frucht von *Momordica Elaterium*, wo die aussen stärker gespannte Fruchtwand nicht zerreist, sondern durch einen Druck auf das Frucht-

innere den Fruchtsiel abstösst, und nun aus der so entstandenen Öffnung die Samen hervorspritzt.

Grössere Mannigfaltigkeit zeigen die zahlreichen bekannten trockenen Schleuderfrüchte, wo überall der Schleudermechanismus darauf beruht, dass gewisse Zellschichten beim Eintrocknen sich weniger und in besonderer Richtung zusammenziehen, als die daran liegenden, so dass hierdurch endlich der Zusammenhang der Fruchtwände oder auch zugleich der Zusammenhang der Fruchtbasis mit dem Stiele der Frucht aufgelöst wird, und nun durch das Umbiegen der Fruchtklappen die Samen hervorgeschleudert werden. Hierbei kann es nun geschehen, dass die Fruchtwände selbst nicht mit fortschnellen (*Viola*, *Leguminosen*, *Hamamelis*) oder dass Theile dieser sammt den Samen davon fliegen (*Diosmeen*, *Euphorbiaceen*) oder dass die ganze Frucht ungetheilt oder in Stücken hinweggeschneilt wird, wo dann im letzteren Falle bei diesem Hervorschnellen entweder zugleich die Samen aus ihren Hüllen herausgeworfen werden (*Collomia*, *Acanthaceen*, *Eschscholtzia*, *Geranium*) oder in ihrer Umhüllung sitzen bleiben (*Erodium*, *Scandix*). Alle diese Erscheinungen haben neben dem Vorkommen der genannten verschieden stark und in verschiedener Richtung eintrocknenden und dadurch in eigenthümlichen Spannungsverhältnissen sich befindenden Zellschichten ihren Grund darin, dass die Fruchtwände an bestimmten Regionen eine derartige Struktur besitzen, dass hier, wie bei den saftigen Schleuderfrüchten leicht ein Riss entstehen kann, und dass in gewissen Fällen (*Acanthaceen*, *Collomia*, *Eschscholtzia*), wo dieser Riss durch das Loslösen des Fruchtgrundes mit bedingt ist, die harten Theile der Kapsel nicht mit denen des Fruchtsieles in direktem Zusammenhange stehen, sondern hier eine zartzellige Zwischenschicht liegt.

Schliesslich sei noch der Umstand erwähnt, dass mehrere der Schleuderfrüchte zur Reifezeit eine andere Lage annehmen, als sie vorher hatten (*Viola*, *Dictamnus*, *Oxalis*) und dass dies damit zusammen hängt, dass hierdurch den Samen beim Hervorschludern die Richtung gegeben wird, in welcher sie am weitesten rings umher verstreut werden können.

Mögen die beschriebenen Beispiele von dem im anatomischen Bau begründeten Mechanismus der Schleuderfrüchte genügen, um zu zeigen, wie es ausser dem grossen Interesse, welches die anatomischen Untersuchungen an sich und in ihrer Vergleichung untereinander haben, noch ein anderes giebt, welches darin liegt, auf-

zusuchen, in welchem Zusammenhange der anatomische Bau der Gewächse mit ihren biologischen Verhältnissen steht, welchen Nutzen jede bestimmte Struktur eines Organes für die Funktion dieses und das Leben des ganzen Organismus besitzt.

Freiburg i. B., im November 1872.

### Erklärung der Abbildungen.

Bei den Citaten der Tafel-Nummern sind im Text irrthümlich die Nummern der Original-Tafeln des Manuscriptes anstatt der fortlaufenden Nummern der Tafeln des Bandes stehen geblieben.

Es ist demnach im Text

anstatt Taf. I	zu lesen Taf. XXIII.
„ Taf. II	„ „ Taf. XXIV.
„ Taf. III	„ „ Taf. XXV.

Die mit gleichmässigem Schatten versehenen Stellen bedeuten die Stränge dickwandiger Zellen.

#### Taf. XXIII.

Fig. 1—7. *Cyclanthera explosans* p. 241.

- Fig. 1. Ganz junge Frucht.
- Fig. 2. Erwachsene Frucht.
- Fig. 3. Dieselbe längs durchschnitten, die punktirten Umrisse deuten die Lage der einen Fruchtwand beim Aufspringen an.
- Fig. 4. Aufgesprungene Frucht.
- Fig. 5. Junges Schwellgewebe vom Inneren der späteren Fruchtwand.
- Fig. 6. Dasselbe weiter entwickelt.
- Fig. 7. Eine Zelle desselben aus der reifen Frucht.

Fig. 8—10. *Momordica Elaterium* p. 243.

- Fig. 8. Fruchtlängsschnitt, ohne die Samen.
- Fig. 9. Basis der Frucht, mit Andeutung der Oeffnungsweise.
- Fig. 10. Doppelporige Zelle aus der Fruchtwand.

Fig. 11—14. *Cardamine hirsuta* p. 239.

- Fig. 11. Stück eines Fruchtquerschnittes, h harter Zellstrang, s Fruchtscheidewand, e, e die Stellen an denen die Fruchtklappen sich lösen.
- Fig. 12. Stück von der inneren Seite einer Schotenklappe im Querschnitt.
- Fig. 13. Im Längsschnitt.
- Fig. 14. Ansicht der inneren Seite einer Kapselklappe. — t Zellen der Schwellenschicht, h einseitig verdickte Zellen.

Fig. 15 u. 16. *Acanthus mollis* p. 260.

Fig. 15. Fruchtquerschnitt.

Fig. 16. Klappe einer aufgesprungenen Frucht von Innen gesehen.

Fig. 17 u. 18. *Lupinus luteus* p. 248.

Fig. 17. Querschnitt durch die Bauchnath der Hülse.

Fig. 18. Querschnitt durch die Rückennath.

#### Taf. XXIV.

Fig. 19 u. 20. *Viola multifida* p. 245.

Fig. 19. Querschnitt durch eine noch nicht ausgetrocknete Kapselklappe.

Fig. 20. Derselbe von einer solchen nach der Austrocknung.

Fig. 21—26. *Avena sterilis* p. 270.

Fig. 21. Unterer Grannentheil im feuchten Zustande.

Fig. 22. Derselbe nach Austrocknung.

Fig. 23. Schwammiges Zellgewebe aus der Granne.

Fig. 24 u. 25. Querschnitte aus dem unteren Grannentheil.

Fig. 26. Querschnitt des oberen Grannentheils.

Fig. 27 u. 28. *Ricinus communis*.

Fig. 27. Theilfrucht mit dem Samen von der Innenseite gesehen.

Fig. 28. Klappen einer solchen Theilfrucht vom Rücken her gesehen, nach ihrer Drehung und Entfernung des Samens.

Fig. 29. *Hamamelis virginica*.

Fig. 29. Aufgesprungener Fruchtstein von der Innenseite.

Fig. 30 u. 31. *Eschscholtzia californica* p. 261.

Fig. 30. Querschnitt durch die Frucht.

Fig. 31. Längsschnitt durch die Fruchtbasis, h, h Theile des Kelches.

Fig. 32. *Glaucium luteum* p. 264.

Fig. 32. Theil eines Fruchtquerschnittes, h dickwandige Zellen.

#### Taf. XXV.

Fig. 33—37. *Erodium Gruinum* p. 265.

Fig. 33. Querschnitt des Fruchtknotenschnabels der Blüthenknospe.

Fig. 34. Theil eines Querschnittes des Schnabels der reifen Frucht.

Fig. 35 u. 36. Borstentheile im Anfange ihrer Verdickung von der Seite und im Querschnitt.

Fig. 37. Borstenstück mit beendigter Verdickung.

Fig. 38. *Geranium sanguineum* p. 269.

Fig. 38. Querschnitt durch den Fruchtschnabel.

Fig. 39. *Pelargonium zonale* p. 268.

Fig. 39. Querschnittstück durch den Schnabel der reifen Frucht.

Fig. 40 u. 41. *Coleonema album*.

Fig. 40. Stück eines Fruchtquerschnittes.

Fig. 41. Oberer Theil eines Fruchtlappens im Längsschnitt.

**Fig. 42–45. *Collomia gracilis*.**

**Fig. 42.** Fruchtquerschnitt; der punktirte Umriss bedeutet die Stellung der austrocknenden Klappe.

**Fig. 43.** Längsschnitt durch die Kapselbasis, k, k Kelch.

**Fig. 44.** Flügelstück einer Kapselklappe von aussen gesehen.

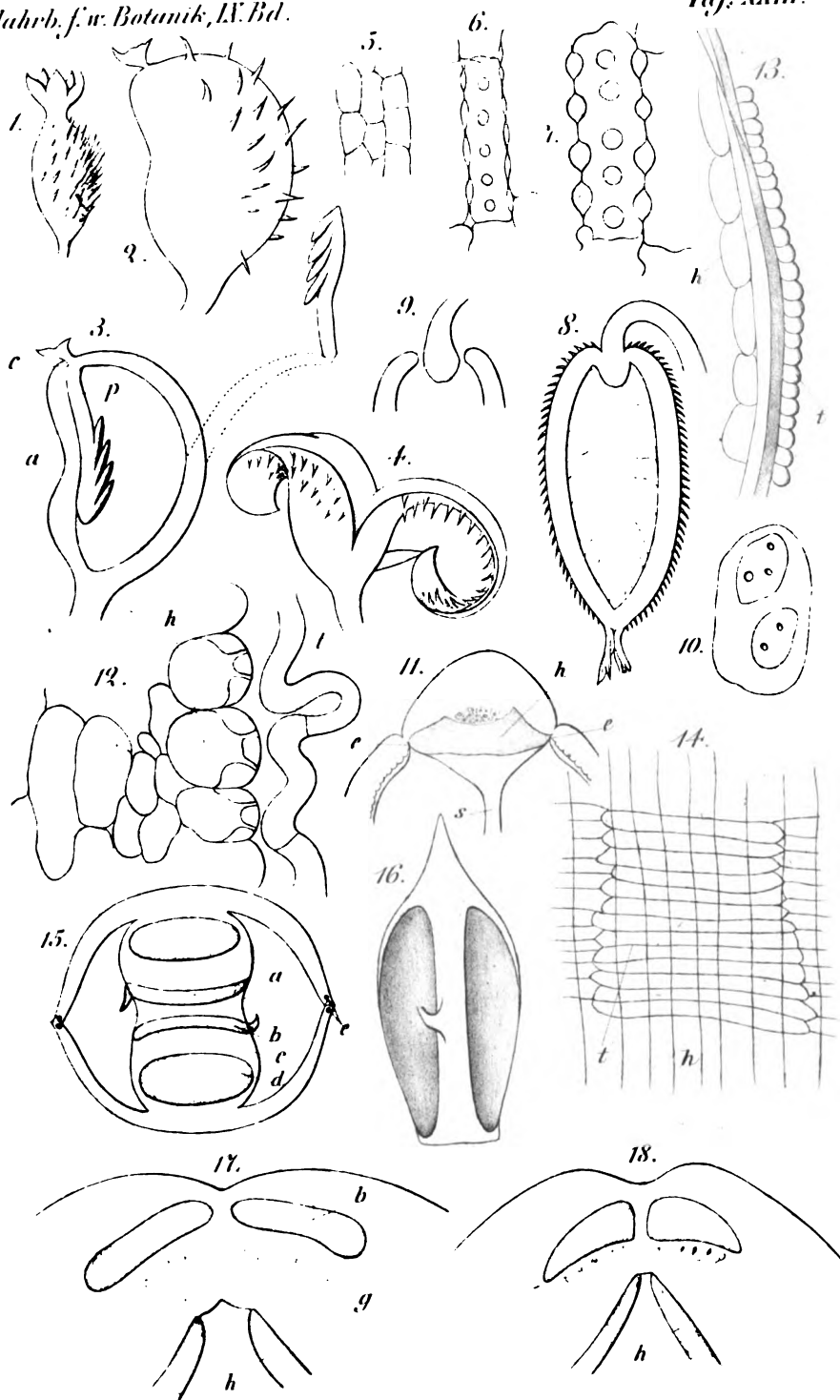
**Fig. 45.** Ein Querschnitt davon, a Aussenseite.

**Fig. 46. *Lupinus luteus*.**

**Fig. 46.** Aufgesprungene Hülse vom Rücken aus.

**Fig. 47 u. 48. *Pelargonium zonale*.**

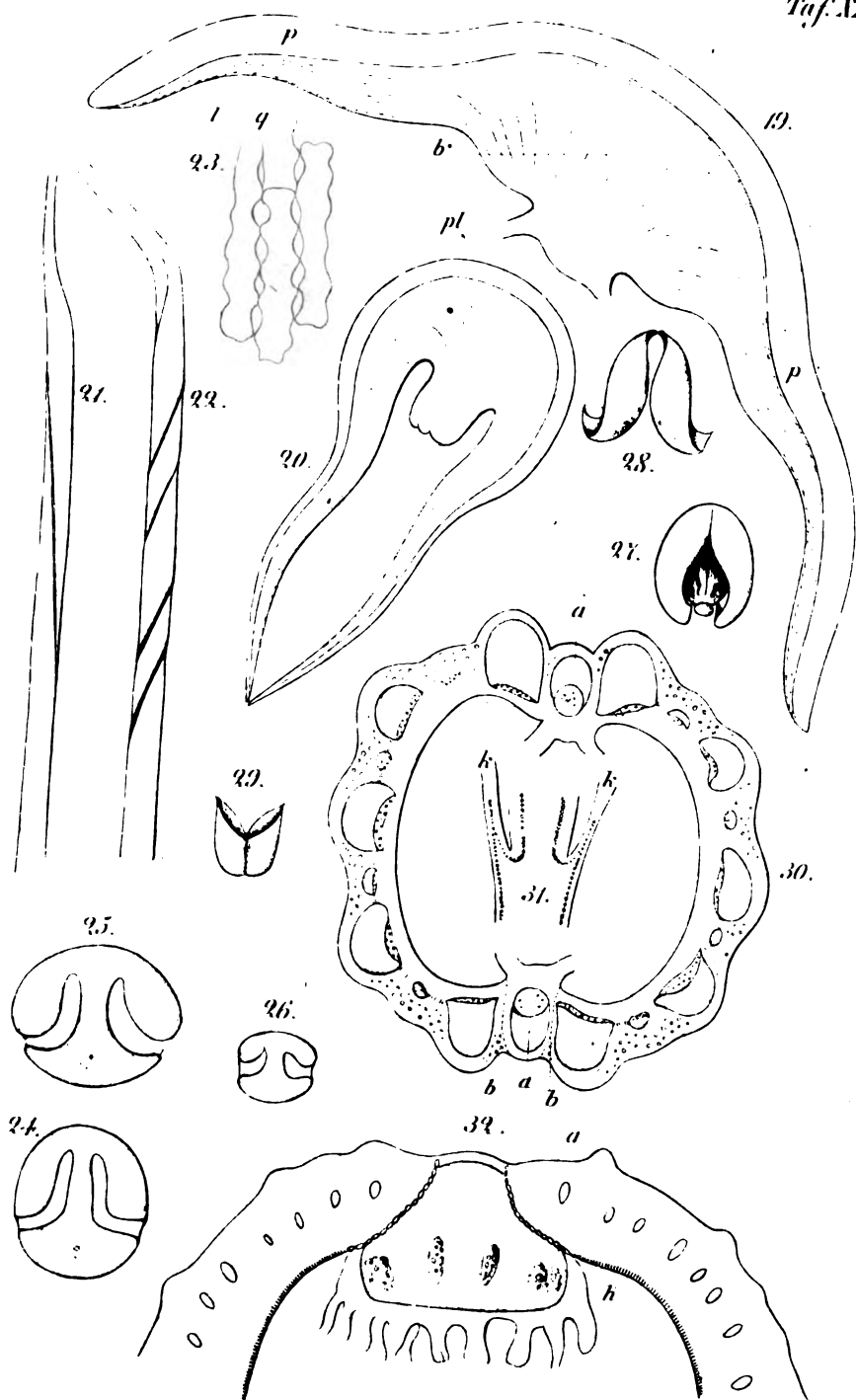
**Fig. 47 u. 48.** Seidenhaar der Fruchtschnabelklappen, im Querschnitt und von der Seite.



F. Hildebrandt uel nat. del.

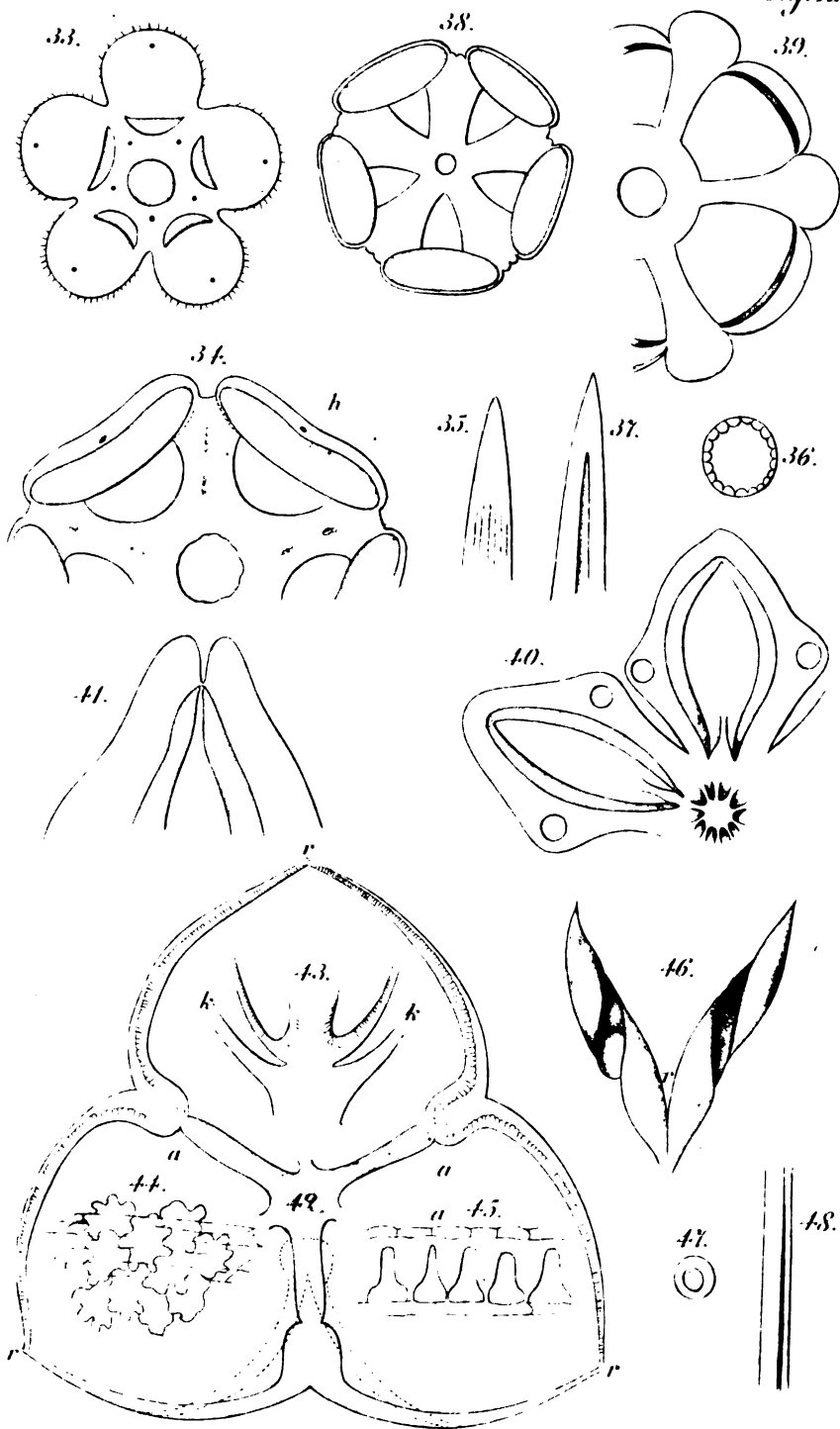
Lith. von Laue.











*F. Bildebrand ad nat. del.*

*Lith. von Laué.*



# Ueber den Bau des Holzes von *Ferreira spectabilis* und die Bildungsweise des sogenannten Angelin-pedraharzes.

Von

Dr. A. Vogl in Prag.

Vor fünf Jahren hatte Th. Peckolt<sup>1)</sup> eine Substanz beschrieben, welche im Holze von *Ferreira spectabilis* Fr. Allem., einer in Brasilien einheimischen baumartigen Leguminose (Sophoree) vorkomme. Der Baum wächst nach Freire Allemao in den Wäldern von Rio de Janeiro und heisst dort Sepepira<sup>2)</sup>; in der Gegend von Cantagallo, wo er nach Peckolt häufig vorkommt, nennt man ihn Angelin Pedra, wegen seines harten und dauerhaften Holzes, welches besonders als Bauholz sehr geschätzt ist. Sein, bis 3 Fuss dicker, mit starker, aussen graubrauner, innen gelber, bitter schmeckender Rinde versehener Stamm wird bis 60 Fuss und darüber hoch, trägt eine breite Krone mit gefiederten Blättern und in traubigen Blütenständen vereinigte kleine gelbe wohlriechende Blüten.

Ueber das Vorkommen jener Substanz theilt Peckolt folgendes mit: „den alten Bäumen fehlt in der Regel im unteren Theile der Splint und bei den meisten derselben ist entweder an Stelle des Splints eine harzartige Masse oder der Splint ist stellenweise durchschossen und ausgefüllt von dieser Substanz, welche die Bewohner von Cantagallo Resina de Angelin Pedra, jene der Provinz Minas Sulfato nennen. Beim Spalten des Holzes findet man oft von einem einzigen Baume 10—20 Pfd. dieses Harzes, welches beim Anblick durchaus keine Aehnlichkeit mit

1) Zeitschrift des allg. oesterr. Ap. Ver. VI. N. 23.

2) Diese Bezeichnung findet sich schon für die verwandte brasilianische *Bowdichia major* Mart (*Sebipira major*) und der davon abstammenden Cortex *Sebipira* angeführt.

einer vegetabilischen Substanz hat und ohne Untersuchung würde man es für eine thonartige Substanz halten“, ähnlich einem etwas röthlich gefärbten Kaolin. Peckolt erhielt daraus einen Stoff, welcher die Hauptmasse (fast 87 pCt.) der Resina bildet und den er, gestützt auf eine Analyse Geuthers<sup>1)</sup> als ein Alkaloid, Angelin, ansprechen zu müssen glaubte. Indessen hatte Gintl<sup>2)</sup> nach sorgfältiger Reindarstellung und Analyse dieses Angelins gefunden, dass es identisch sei mit dem Ratanhin Ruge's ( $C_{10}H_{13}NO_2$ ) aus dem amerikanischen Ratanhia-Extrakt.

Der freundlichen Güte meines verehrten Collegen Hrn. Prof. Gintl verdanke ich ein Stück des Holzes von *Ferreira spectabilis* mit daran befindlicher Angelinmasse, welches mir die gewünschte Gelegenheit gab, auf dem Wege der histologischen Untersuchung mich über die Herkunft dieser Substanz zu orientiren. Die Resultate schienen mir einer Mittheilung werth.

Das betreffende Holzstück, 8 Cm. lang, 2—2½ Cm. breit, 2½ Cm. hoch, ist das Segment einer Querscheibe des Stammes mit einschliessendem Stammcentrum, bloss aus Kernholz bestehend. Das Holz ist rothbraun, sehr hart, aber leicht spaltbar und besitzt ein spec. Gewicht von 0,7563.

Der glatte Querschnitt (Taf. XXVI, Fig. 1) zeigt unter der Lupe auf dunkelrothbraunem Grunde stellenweise dicht gedrängte dann andere locker vertheilte tangential verlaufende, wellenförmige, helle, röthlichweisse Linien und Streifen, Gefässporen einschliessend; in den dadurch begrenzten Zonen (falschen Jahresschichten oder Jahresringen) sind gleichfalls zahlreiche isolirte oder durch kurze wellenförmige hellgefärbte Strichelchen in tangentialer Richtung verbundene Gefässporen zu sehen. Schon dem unbewaffneten Auge erscheint in Folge dessen der geglättete Querschnitt zierlich hell gezonnt, gestreift und punktirt. Markstrahlen sind erst mit der Lupe als sehr feine weissliche Linien sichtbar.

In den äusseren Partien des Holzstückes sind die Gefässporen offen, in den inneren Partien dagegen und besonders an bestimmten dunkler gefärbten Stellen vollkommen ausgefüllt. Im ersteren Falle erscheinen sie als hellumsäumte Oeffnungen, im letzteren Falle als hellröthlichweisse Punkte unter der Lupe.

1)  $C_{18}H_{24}N_2O_{12}$ .

2) Abh. der k. Ac. der Wissensch. 1868. Ap. Ver. 1869, VII. p. 32 und 1870, VIII. p. 93.

Seitlich liegt dem Holzstücke und zwar seiner ganzen Höhe nach in Richtung der Markstrahlen eine 2—3 Mm. dicke Kruste der oben erwähnten Angelinsubstanz (A A) an, als eine blass röthliche, oberflächlich rothbraun berindete, zum Theil fast blätterige, sonst aber bröcklige zerreibliche Masse, welche am Querschnitte durch eine ganz unregelmässig verlaufende Linie vom Holze abgegrenzt ist.

Ich will zunächst die mikrochemischen Eigenschaften dieser Masse anführen. Unter Wasser erscheint sie graubraun, ohne Andeutung einer krystallinischen Structur; in kaltem Wasser wird sie nicht verändert; beim Erwärmen scheint ein geringer Theil in Lösung überzugehen, die Masse wird feinkörnig, ohne jedoch zu zerfallen, wobei ein schwacher Kothgeruch sich bemerkbar macht.<sup>1)</sup> Beim stärkeren Erwärmen, nach Verdunstung des Wassers, schmilzt sie und beim Erkalten scheiden sich kleine feine Krystallnadeln und sternförmige Krystallaggregate aus.

Alcohol, Aether, Chloroform und Benzin greifen sie auch beim Erwärmen nicht an.

In concentrirter Schwefelsäure schmilzt die Substanz unter dunkelrothbrauner, in conc. Salpetersäure unter gelbbrauner Färbung, in Chromsäure und conc. Salzsäure fast farblos. Essigsäure löst selbst beim Erwärmen nur theilweise, dagegen Oxalsäure vollkommen. In Kalilauge schmilzt die Masse vollkommen und rasch mit brauner Farbe, es bleiben stets mehr weniger reichliche Mycelien und Conidien von Schimmelpilzen sowie Reste der verschiedenen Holzelemente in allen möglichen Stadien der Zerstörung und Auflösung zurück (Taf. XXVII, Fig. 8). Unter den Mycelien lassen sich drei verschiedene Formen erkennen. Am reichlichsten und überall vorhanden ist ein ausserordentlich feines Mycel, aus knorrigen, strauchförmig und sehr reich verästelten, wie es scheint nicht septirten Fäden, an jenes erinnernd, wie es unter Wasser keimende *Penicillium*conidien bilden, ein anderes Mycelium erinnert völlig an *Oidium lactis* und endlich finden sich ab und zu verhältnissmässig dicke, bräunliche, septirte, spärlich verzweigte Hyphen, meist in Fragmenten. Ausser den cylindrischen Conidien der *Oidium*form trifft man meist vereinzelte grössere kugelige, an *Peni-*

1) Peckolt l. c. führt an, dass sie in verschlossenen Gefässen kothartig riecht; ferner fand er die Sägespähne stark kothartig riechend und führt in seiner Analyse derselben l. c. 25 pCt. kothartig riechende Fettsubstanz an.

cilliumsporen erinnernde und sehr kleine ellipsoidische, gewöhnlich nesterweise gruppierte Conidien.

Die Reste der Holzelemente bestehen aus Bruchstücken von bastfaserartigen Holzzellen (Libriform), aus ganzen Holzparenchymzellen und Fragmenten derselben, Zellhautstücken von Spiroiden und Markstrahlzellen, sowie aus zum Theil kaum mehr erkennbaren häutigen Fetzen von Zellmembranen.

Aetzammoniak löst weit schwerer als Kalilauge. Eisenchlorid färbt die Masse bräunlich und beim Erwärmen tritt Lösung ein, wobei die zurückbleibenden Zellhautreste rothbraun gefärbt erscheinen. Millons Reagens löst mit blutrother Farbe.

Das eben mitgetheilte mikrochemische Verhalten der Angelinmasse stimmt im Wesentlichen ganz mit dem makrochemischen, und namentlich auch mit jenem überein, wie es Gintl von dem rein dargestellten Angelin mitgetheilt hat.

Ich wende mich nun zur Erörterung des Baues des Ferreira-holzes und zu dem mikrochemischen Verhalten seiner Elemente sowie seines Zelleninhaltes.

Das Holz der *Ferreira spectabilis* zeigt einen Bau wie er bei den meisten Hölzern tropischer Leguminosen zu finden ist. Die meist 3—6 Zellen breiten, also sehr schmalen Holzstrahlen bestehen aus in radialer Richtung ziemlich regelmässig wechselnden Strängen oder Schichten von dickwandigen bastartigen Holzfasern (Libriform 11) und von dünnwandigem Holzparenchym (hp hp) mit eingeschlossenen sehr weiträumigen, vereinzelt Spiroiden (sp). Die Schichten des Holzparenchyms, in ihrer Mächtigkeit sehr wechselnd, bedingen jene oben beschriebenen heller gefärbten Zeichnungen auf dunklerem Grunde, welcher dem Libriformgewebe entspricht. Die Markstrahlen (m m) erweisen sich als 12—20 Zellen hoch und meist 2-3 Zellen breit (Taf. XXVI, Fig. 2 u. Taf. XXVII Fig. 7).

Die Libriformfasern sind sehr dickwandig, bei 0,022 Mm. Durchmesser bis über 2,5 Mm. lang, gewöhnlich beiderseits lang zugespitzt oder spitz, zuweilen stumpf, mit etwas aufgetriebenen Enden oder mit seitlichem bald kürzerem bald längerem Auswuchse an einem Ende, spaltentüpfelig. Das Holzparenchym besteht aus vorwaltend kurz prismatischen, am Querschnitte fast 4eckigen, ziemlich dicht und grobgetüpfelten, relativ dünnwandigen Zellen (Rad. Durchm. etwa 0,07—0,08; tangential. Durchm. 0,05—0,06 Mm. oder radialer Durchm. = tangentialem). Die Markstrahlzellen erscheinen in radialer Richtung sehr verlängert (0,06—0,176 Mm.), dagegen in

tangentialer Richtung sehr enge (0,0132—0,0220 Mm.), dabei ziemlich dickwandig, grob- und einfach getüpfelt. Die Spiroiden, eine Weite von 0,08—0,220 Mm. erreichend, und stets von Holzparenchym umgeben, sind sehr zierlich dicht behöft getüpfelt.

Betrachtet man feine Querschnitte aus dem gesunden Theil des Holzes unter Wasser, so erscheinen die Libriformfasern mehr weniger polygonal (Taf. XXVI, Fig. 2, 3, 4 11) dicht aneinander schliessend mit ihren zu einer einfachen scharf begrenzten Lamelle verwachsenen Grenzschichten (sogen. Intercellularsubstanz). Diese Grenzschichten bilden in ihrer Gesamtheit ein gelblich gefärbtes Netzwerk mit polygonalen Maschenräumen (Taf. XXVI, Fig. 4, ii), welche von der verdickten farblosen, etwas aufgequollenen, nicht geschichteten Wandpartie der Libriformfasern, Mittelschicht möge sie heissen, und dem meist engen Lumen derselben eingenommen werden. Häufig macht sich noch eine die Zellenhohlraum unmittelbar umgebende sehr dünne, gelblich gefärbte Innenschicht der Zellwand bemerkbar.

Die Holzparenchymzellen lassen nur eine blassgelbliche Mittelschicht und eine etwas tiefer gelb gefärbte Grenzschicht erkennen; häufig sind hier luftegefüllte enge Intercellulargänge vorhanden. Durch längeres Kochen in Wasser lässt sich der Farbstoff aus den Zellwänden fast vollkommen entfernen.

Bei Zusatz von Kalilauge quillt die Zellwand stark auf, die Mittelschicht zeigt mehr weniger deutlich Schichtung und beim Erwärmen wird die Grenzschicht allmählig gelöst. Kocht man Längsschnitte des Holzes in Kalilauge, so lassen sich nach kurzer Zeit die Elemente desselben fast eben so vollkommen isolieren, wie etwa die unverholzten Elemente der Rinde, eine Erscheinung, welche im Bereiche der Leguminosen wie es scheint in der Regel vorkommt.

Viel schwächer wie Kalilauge wirken Aetzammoniak und Barythydrat.

Mit verdünnter Salpetersäure färben sich beim Erwärmen die Schnitte röthlichbraun oder orangebraun; die Mittelschicht der Zellen erscheint blassorangelgelb gefärbt, nicht gequollen, die Grenzschicht orangeröthlich; letztere wird bei längerem Erwärmen zerstört.

In verdünnter Salzsäure quellen beim Erwärmen die Zellwände nicht oder nur unbedeutend auf; die Mittelschicht erscheint blass orange, die Grenzschicht tiefer gelb gefärbt, ohne gelöst zu werden.



Die mit Kalilauge, verd. Salpeter- oder Salzsäure behandelten Zellmembranen der Librifasern färben sich mit Ausnahme der Grenzschicht durch Chlorzinkjod blau (Taf. XXVI, Fig. 5) und zwar eine schmale äusserste, an die Grenzschicht stossende Partie (ex) sowie die innerste (it) Auskleidung der Zellenhöhle tiefblau, die mittlere Partie blassblau; die Grenzschichten (ii) erscheinen gelb gefärbt. Kupferoxydammoniak löst die Zellmembran nach Behandlung mit den eben angeführten Mitteln allmählig auf.

Chromsäure färbt im ersten Augenblicke die Zellmembran unter starkem Aufquellen röthlichbraun mit schwachem violetten Scheine, dann wird die Grenzschicht gelöst, die übrigen Theile der Zellwand erscheinen aufgequollen, farblos.

Concentrirte Schwefelsäure zerstört unter Braunfärbung die gesammte Zellmembran (auch die Grenzschicht); Oxalsäure bewirkt schwache Quellung derselben.

Kupferoxydammoniak greift zunächst unter starkem Aufquellen und schmutzig grünlich-gelber Färbung die Mittelschicht an und löst sie dann langsam farblos; später wird auch allmählig unter denselben Erscheinungen die Grenzschicht zerstört.

Eisensalzlösungen färben die Zellwand nicht; erwärmt man aber zuerst in Wasser, und setzt dann Eisenlösung zu, so färbt sich die Grenzschicht braun.

Millons Reagens färbt sofort die Innenschicht und die Grenzschicht orangeröthlich, die Mittellamelle gelblich oder blassröthlich; beim Erwärmen wird erstere zerstört, die letztere erscheint farblos, aufgequollen.

Als Zelleninhalt findet man in den intakten Holzpartien vorwaltend Luft; daneben oder für sich in vielen Holzparenchym- und Markstrahlzellen, in manchen Spiroiden und selbst Librifasern eine formlose hell-braunrothe Masse oder kleine und grössere Tröpfchen oder Körnchen von braun- oder fleischrother Farbe meist neben Resten einer in derselben Art gefärbten feinkörnigen Substanz. Anhaltendes Kochen in Wasser löst diese Inhaltsmassen zum grossen Theile, vollkommen Kalilauge und Aetzammoniak mit röthlich- oder gelblich-brauner Farbe. Ebenso lösen sie vollkommen Mineralsäuren, dagegen Essigsäure erst nach längerem Kochen, und Aether, Alcohol sowie Chloroform gar nicht. Millons Reagens löst beim Erwärmen die formlosen Massen und färbt die Tröpfchen braunroth bis violettbräunlich. Chlorzinkjod färbt letztere braungelb. Stärkemehl ist nirgends nachweisbar.

Untersucht man näher die an die Angelinschicht stossenden oder selbst schon die oben erwähnten dunkler gefärbten Partien des Holzes, so findet man, dass die Holzelemente ein von dem bisher beschriebenen auffallend genug verschiedenes Verhalten zeigen. Die Libriformfasern erscheinen am Querschnitt nicht mehr scharf polygonal, sondern im Umriss mehr weniger gerundet (Taf. XXVII, Fig. 7, 11), in ihrer Verbindung gelockert und in eine braunrothe Zwischensubstanz eingetragen, die besonders dort, wo mehr als zwei Zellen an einandergrenzen, stark hervortritt. Die Zellenhöhlung ist bei den meisten auffallend erweitert, auf Kosten der Zellwand und mit einer der Zwischensubstanz gleichen Masse erfüllt. An der Membran der einzelnen Zelle tritt überall deutlich eine periferische tiefer gefärbte dünne Grenzschrift und bei den noch mit einem engen Lumen versehenen Zellen auch eine Innenschicht hervor, während die fast farblose Mittellamelle mehr weniger deutlich Schichtung, ja selbst, in Folge von, der Periferie paralleler Zerklüftung, mit Luft erfüllte Hohlräume zeigt (Taf. XXVI, Fig. 4 u. Taf. XXVII, Fig. 6 k k).

Ein ähnliches Verhalten, wie das Libriformgewebe, lässt auch das Holzparenchym erkennen, nur tritt hier die Abrundung der einzelnen Zellen und die Ansammlung von Zwischensubstanz zurück, indem die Zellen hauptsächlich nur dort auseinandertreten und sich abrunden, wo mehr als zwei derselben angrenzen und so am Querschnitte sich 3 bis 4eckige, mit Luft oder brauner Masse erfüllte Räume bilden. Dagegen sind sämtliche Holzparenchymzellen, sowie auch die Markstrahlzellen von jener rothbraunen Substanz strotzend gefüllt. Das mikrochemische Verhalten der Zellmembranen entspricht im Wesentlichen jenem, wie es für die Elemente des intakten Holzes beschrieben wurde.

Der Uebergang aus dem normalen Zustand des Holzes mit polygonaler Querschnittsform der Libriform- und Holzparenchymzellen ist ein allmählicher und schrittweise zu verfolgender. Die erste Veränderung bezeichnet das Auftreten von brauner Inhaltsmasse unter gleichzeitigem Hervortreten von Schichtenbildung innerhalb der Zellmembran, indem nicht bloss eine deutliche periferische und meist auch eine Innenschicht erscheint, sondern auch die Mittellamelle sich in Schichten differenzirt. Dann erweitert sich die Zellenhöhlung auf Kosten der Dicke der Zellwand, während zugleich eine Abrundung des Umrisses und das Auftreten der braunen Zwischenmasse bemerkbar wird. Das Ganze macht den Eindruck

einer Auflösung der Zellmembranen von innen nach aussen unter Zunahme des braunen Zelleninhalts und Zerfall der früher die einzelnen Zellen verbindenden Grenzschichten in dieselbe braune Masse. Dass hier ein Auflösungsprozess der Holzelemente unter Bildung dieser braunen Substanz vorliegt, wird besonders auffallend an den Grenzen des Holzes zu der formlosen Angelinmasse. Hier trifft man nicht bloss, noch innerhalb des Holzes, zwischen den Markstrahlen liegende ganze Partien von jener formlosen Masse eingenommen, die nach Auflösung z. B. mit Millons Reagens oder mit Kalilauge nur noch geschrumpfte und geschwundene Zellenreste in einem früher von ihr eingenommenen Hohlraum zeigen (Taf. XXVI, Fig. 2, H), sondern es lassen sich noch wohlerhaltene Markstrahlen geradezu bis in die angelagerte Angelinmasse verfolgen, die, wie anfangs hervorgehoben wurde, reichlich Zellenreste enthält.

Jene rothbraune Substanz, die als Zelleninhalt und als Zwischen-substanz, dann als formlose Masse auftritt, erweist sich in allen Reaktionen als identisch mit der aufgelagerten Angelinmasse und der Ursprung dieser Letzteren von einer Auflösung der Holzelemente zweifellos. Schwieriger ist die Beantwortung der Frage nach der Ursache dieser so augenfälligen Auflösung, beziehungsweise der Bildung der Angelinmasse. Das Vorkommen so zahlreicher Pilzbildungen innerhalb der Letzteren liess vermuthen, dass möglicherweise sie hier durch Alteration des Holzes eine Rolle spielen. Indessen lässt auch die sorgfältigste Untersuchung nirgends auch nur eine Spur von eingedrungenen und in bekannter Weise zerstörend wirkenden Pilzen erkennen und ich muss darnach das Vorkommen jener Hyphomyceten in der Angelinmasse als ein secundäres ansehen. Offenbar diene dieselbe eingedrungenen Keimen als ein sehr günstiger Boden der Entwicklung.

Die erörterten Verhältnisse des intakten Holzes, speciell das mikrochemische Verhalten seiner Elemente mit jenen vergleichend, welche das veränderte Holz bietet, scheint mir am wahrscheinlichsten, dass hier irgend ein zum Ratanhin oder Angelin in nahe genetischer Beziehung stehender Stoff sowol im Zelleninhalt, als auch in der Zellmembran und hier vorzüglich in den Grenzschichten auftritt, unter gewissen Umständen sehr bedeutend zunimmt und dadurch zur Auflösung der Holzelemente, beziehungsweise zur Ratanhinbildung auf Kosten der gesamten Holzsubstanz führt.

Prag im Januar 1873.

Fig. 1.

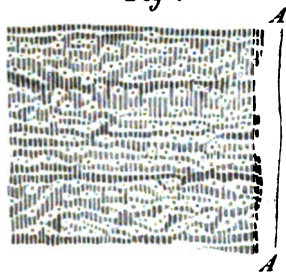


Fig. 3.

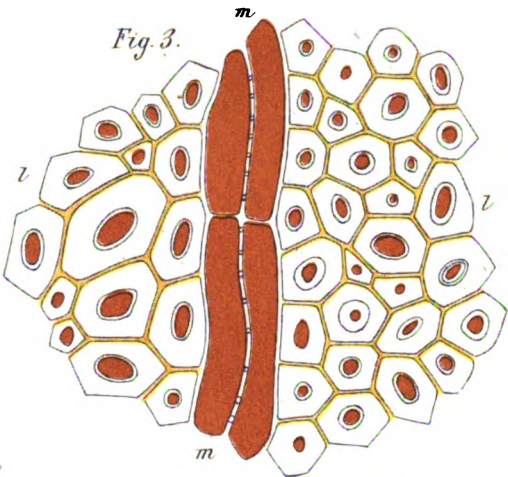


Fig. 2.

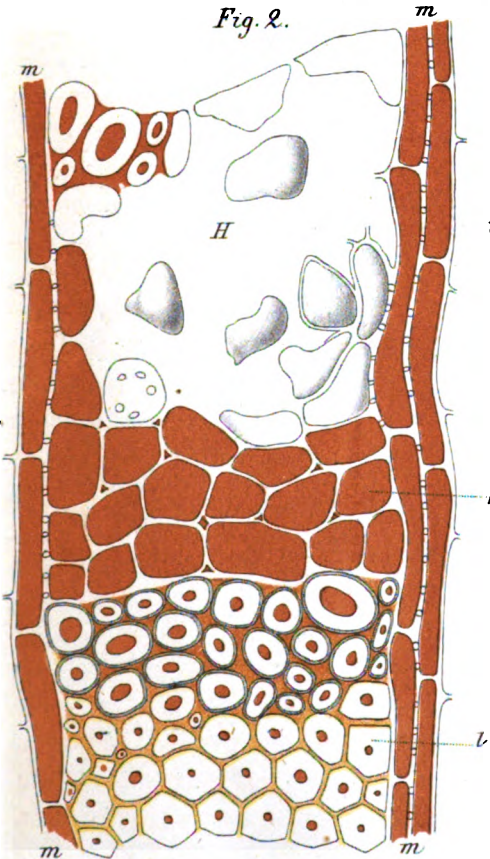


Fig. 4.

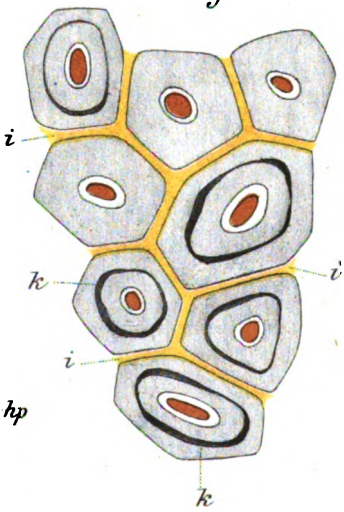
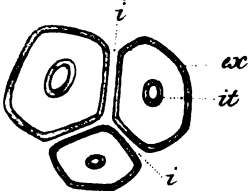
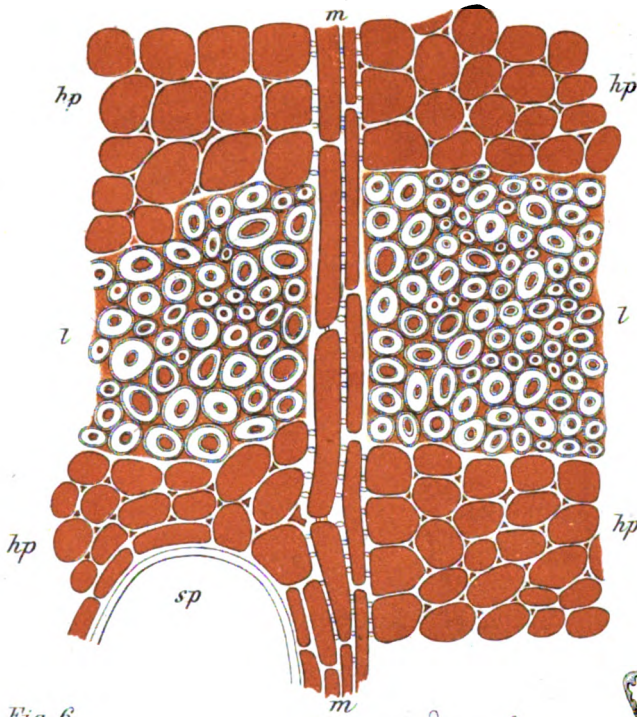


Fig. 5.

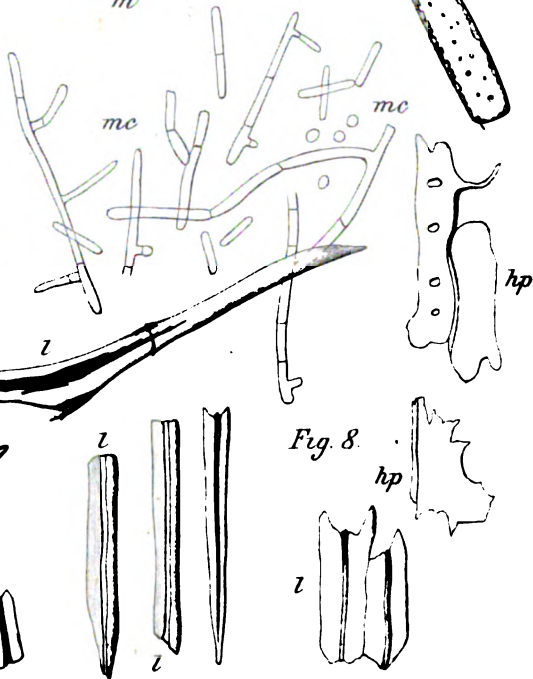
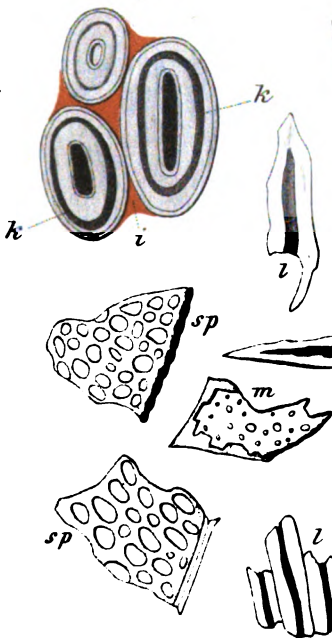




*Fig. 7.*



*Fig. 6.*



*Fig. 8.*



## Erklärung der Abbildungen.

Aus dem Holze von *Ferreira spectabilis*. hp, Holzparenchym, m, Markstrahl-  
gewebe, l, Libriformgewebe, sp, Spiroiden.

### Taf. XXVI.

Fig. 1. Querschnittsfläche mit angelagerter Angelinmasse, A A, Lupen-  
ansicht.

Fig. 2–4. Querschnittspartien, Fig. 2. ( $^{300}/1$ ) mit Uebergang des Libriform-  
gewebes aus dem intacten in den veränderten Zustand (l), sowie mit einer, nach  
Behandlung mit Kalilauge als Hohlraum (H) mit geschrumpften Zellen sich dar-  
stellenden Partie im Bereiche des Holzstrahls, die früher von brauner formloser  
Masse eingenommen war; — Fig. 3 u. 4. ( $^{150}/1$ ) mit noch wenig verändertem  
Libriform. ii, Grenzschichten, kk, mit Luft erfüllte Klüfte in der Zellwand.

Fig. 5. Drei Libriformfasern im Querschnitt aus dem intakten Theile des  
Holzes mit verd. Salpetersäure und Chlorzinkjodlösung behandelt. i, Grenz-  
schicht, ex, Aussenschicht, it, Innenschicht der Zellmembran.

### Taf. XXVII.

Fig. 6. Drei Libriformfasern im Querschnitt mit stark zerklüfteter Mem-  
bran, gerundetem Umriss und formloser Zwischensubstanz (ii).

Fig. 7. Querschnittspartie ( $^{140}/1$ ) mit bereits stark verändertem Libriform-  
und strotzend mit brauner Inhaltsmasse gefülltem Parenchymgewebe.

Fig. 8. Hyphomyceten-Theile (mc) und Fragmente von Gewebstheilen des  
Holzes (hp, sp, l) aus der dem Holze angelagerten Angelinmasse.



# Ueber Bau und Entwicklung einiger Cuticulargebilde.

Von

F. Hegelmaier.

---

In nachstehender Mittheilung beabsichtige ich über einige Beobachtungen zu berichten, welche bezüglich der Beschaffenheit der Oberfläche verschiedener Samen bei Gelegenheit einer zunächst zu andern Zwecken vorgenommenen anatomischen Untersuchung derselben gemacht worden sind, und welche einer Veröffentlichung aus dem Grunde werth sein mögen, weil sie Structureigenthümlichkeiten von Membranschichten betreffen, welchen, so weit wenigstens meine Kenntnisse reichen, aus der Reihe der sonst in ähnlicher Richtung ermittelten Thatsachen keine anderen sich ganz unmittelbar an die Seite setzen lassen, wenn sie sich auch an das, was bezüglich der feineren Zusammensetzung und Entwicklung pflanzlicher Zellmembranen anderweitig bekannt ist, in einfacher und naturgemässer Weise anschliessen werden.

Die Pflanzen, von welchen hier zu sprechen ist, gehören der natürlichen Ordnung der Caryophylleen und zwar verschiedenen Gattungen derselben an, und es lässt sich eine weite Verbreitung der hier zu besprechenden Eigenthümlichkeiten in diesem Verwandtschaftskreis, obwohl hierüber in Ermangelung umfassender Untersuchungen an geeignetem Material zur Zeit nichts Bestimmtes angegeben werden kann, mit Wahrscheinlichkeit vermuthen; namentlich dürften sie bei den Silenen, nach einer Bemerkung Rohrbachs<sup>1)</sup> zu schliessen, wonach bei diesen Pflanzen die Zellenwände der Samenhaut „äusserlich meist fein granulirt sind“, noch vielfach zu finden sein. Als spezielles Objekt der Betrachtung mag zunächst

---

1) Monographie der Gattung *Silene* p. 51.

*Elisanthe noctiflora* (L.) dienen, eine Pflanze, bei welcher jene Eigenthümlichkeiten in ziemlich auffälliger Weise hervortreten und bei welcher ich auf dieselben zuerst aufmerksam geworden bin.

Es sei zunächst daran erinnert, dass die Samen dieser Pflanze, welche bekanntlich gleich denen ihrer näheren Verwandten rundlich nierenförmig sind, auf ihrer Oberfläche eine schon dem nicht oder schwach bewaffneten Auge wahrnehmbare Sculptur darbieten, bedingt durch eine grössere Zahl abgerundeter, mit zierlicher Regelmässigkeit geordneter Buckel. Diese Buckel sind nämlich, wenn man den Samen von einer seiner beiden Hauptflächen betrachtet, in dem convexen Rand parallele, zum Hilus beinahe concentrische Bogenlinien reihenweise angeordnet, und es entspricht jeder von ihnen einer vorgewölbten Oberflächenzelle. Die angegebene reihenweise Anordnung der Oberflächenzellen existirt, wie sich leicht constatiren lässt, schon vom Samenknorespenszustand an und resultirt, wie im Vorbeigehen bemerkt sein mag, aus der Art der Entwicklung des äusseren Integuments. Im Stadium der Samenreife nun, um welches es sich zunächst handelt, greifen diese Zellen mit ziemlich spitz gezackten Seitenwandungen gegenseitig in einander ein, und es entsteht dadurch wegen des Vorgewölbtseins der Zellen ein System von in Zackenlinien verlaufenden Furchen über die ganze Samenoberfläche. Der Gesamtumriss der einzelnen Oberflächenzellen ist theils annähernd isodiametrisch, theils und zwar namentlich in der mittleren zwischen der Gegend des Hilus und dem diesem gegenüberliegenden Theil des convexen Randes gelegenen Partie der Oberfläche, mässig gestreckt, und zwar in der Weise, dass die kürzeren Durchmesser in die Richtung der von den Zellenreihen beschriebenen Bogenlinien fallen.

Schon die oberflächliche Betrachtung des Samens zeigt nun aber ausser jener gröberen Sculptur seiner Fläche noch eine viel feinere, minder regelmässige, den einzelnen Zellbuckeln angehörige, indem diese durch zahlreiche knötchenförmige Erhabenheiten fein gekörnelt erscheinen. Diese Knötchen sind der grossen Mehrzahl nach nicht isodiametrisch, sondern länglich und folgen, wenn sie auf Zellen von länglicher Gestalt aufsitzen, mit ihren längeren Durchmessern im Allgemeinen denen dieser Zellen. In geringer Entfernung von den Rändern der Zellen hören die Knötchen auf, und es erscheint daher der Grund der erwähnten gezackten Furchen glatt, während im Uebrigen die Zacken dem grössten Theil ihrer

Oberfläche nach an der rauhen Beschaffenheit der Zellwandungen Antheil nehmen.

Ein durch die Testa des reifen Samens geführter Schnitt zeigt nun zunächst die eben beschriebene feinere Sculptur bedingt durch auf der Aussenseite des Samens im Allgemeinen senkrecht stehende, (wo dies nicht der Fall ist wohl nur bei Gelegenheit der Präparation schief gerichtete), bis zu etwa 0,008 mm. hohe Auswüchse; dieselben sind gelblich, stark lichtbrechend und bieten häufig, namentlich wo sie bei etwas dicken Schnitten dicht gehäuft erscheinen, scheinbar die Form einfacher palissadenförmiger Stäbchen dar (z. B. an gewissen Stellen der Figuren Taf. XXIX, 8 a u. b), in dieser Gestalt an die der Elemente mancher Wachsüberzüge auf Blattepidermen, speziell der von de Bary in seiner Arbeit über diese Gebilde so genannten gehäuften Ueberzüge<sup>1)</sup> einigermaßen erinnernd. Dass es sich im vorliegenden Fall um etwas Dergleichen nicht handelt, lässt sich schon bei Betrachtung des in Rede stehenden ausgebildeten Zustandes leicht darthun, es werden nämlich die fraglichen Gebilde sowohl in erwärmtem Aether als in kochendem absolutem Alkohol in keiner Weise verändert und lösen sich auch in erwärmter Kalilösung nicht auf; überdies treten, wie aus der eben erwähnten Abhandlung bekannt ist, jene Wachsadeln in der Art auf, dass sie aus der unverändert bleibenden, an der Oberfläche cuticularisirten und hier in vielen Fällen nachweislich von eingelagerten Wachstheilen durchsetzten Epidermis als von dieser von Anfang an differente Formelemente ausgeschieden werden, eine Art von Herkunft, mit welcher, wie wir sehen werden, die Entstehungsweise der hier besprochenen Gebilde nichts gemein hat. Was das sonstige Verhalten dieser gegen Reagentien betrifft, so sind sie einerseits sehr resistent gegen starke Schwefelsäure auch bei mehrtägigem Liegen in derselben und werden andererseits durch Chlorzinkjodlösung weder für sich noch nach Erhitzen mit Kalilösung anders als braungelb gefärbt, dürfen daher unbedenklich als cuticularisirt betrachtet werden. Ob die letztgenannte Reaction etwa nach länger fortgesetztem Kochen mit Kali eine Modification erleidet, die Cuticularisirung einer vollständigen sich mehr oder weniger nähert, ist für die theoretische Betrachtung von keinem sehr grossen Belang. Ich habe es nicht als überflüssig betrachtet, mit Rücksicht auf die bekannten Fälle von partieller

1) Bot. Ztg. 1871, No. 9; No. 34.

Verkieselung epidermidaler und cuticularer Gebilde, (welche freilich da wo sie sonst vorkommen grössere Partien als die, um welche es sich hier handelt, betreffen), mich davon zu überzeugen, dass hier eine solche nicht vorliegt. Macht man nach der von Mohl<sup>1)</sup> angegebenen Methode Verbrennungsversuche mit zuvor in der Schulze'schen Mischung macerirten Präparaten, theils Durchschnitten der Testa theils abgetragenen Flächenpartien derselben, so geben diese ein durchaus negatives Resultat, indem die Hauptmasse der Testa ein sehr vollständiges Aschenskelett zurücklässt, welches noch die zackigen Zellencontouren sehr wohl erhalten erkennen lässt, allein dieses sich nicht bloss vollständig in Salzsäure löst, sondern auch gerade die cuticularen Vorragungen so gut wie keine Aschenbestandtheile hinterlassen.

Durchmustert man nun aber weiterhin zärtere Durchschnitte und speziell solche, welche einen grösseren oder geringeren Theil der Vorragungen in ihren längern Querdurchmessern sichtbar machen, so zeigen diese zunächst einen in der Weise zusammengesetzten Bau, dass sich von einer peripherischen Substanz, welcher die oben erwähnten Eigenschaften der starken Lichtbrechung und gelblichen Farbe zukommen, eine weniger dichte Innenmasse durch einen ziemlich scharfen Contour abgrenzt (Taf. XXIX, 8 a u. b), was vielen der Hervorragungen ein im Ganzen bogen- oder hufeisenförmiges Aussehen verleiht. Die verschiedenen Ansichten, welche nun dieselben darbieten, je nachdem sie im kleineren oder grösseren Durchmesser oder in einer dazwischenliegenden Richtung zum Vorschein kommen, lassen sich hiernach leicht zurechtlegen, und zugleich ergibt sich ihre Gesamtgestalt als eine aus breiterer, unregelmässig umschriebener Basis fast keilförmig verschmälerte aus der Vergleichung dieser Profilansichten mit den Bildern, welche ihre Betrachtung von der Fläche bei hoher (Taf. XXIX, 7 a) und wieder bei tieferer Einstellung (7 b) darbietet. Bei ersterer nämlich erscheinen sie als im Verhältniss zu der Breite ihres Scheitels mässig langgezogene, oft flexuose und bogenförmige, mitunter auch T- oder H-förmig ausgeschnittene Kämme, am ähnlichsten, wenn eine solche Vergleichung erlaubt ist, kurzen Bergzügen, deren Fuss, wie die tiefere Einstellung zeigt, eine weniger verschmälerte, dabei unregelmässig ausgebuchtete Form besitzt.

Was die braune, mässig harte Testa des Samens betrifft, welcher diese Knötchen aufsitzen, so zeigt der Durchschnitt, dass

1) Bot. Ztg. 1861, p. 212.

dieselbe, was auch noch von vielen andern Pflanzen gilt, einfach von der äussersten Integumentzellenschicht (der Samenepidermis) gebildet wird, deren nach Aussen gekehrte Wandungen sehr beträchtlich verdickt und gebräunt sind, während ihre Lumina durch eben diese Verdickungsmasse auf ein sehr geringes Maass reducirt erscheinen und sie überdies, wie auch die folgenden, unverdickt gebliebenen Schichten durch den schwellenden Sameninhalt beträchtlich comprimirt wurden. Die Verdickungsmasse füllt hierbei die Buckel in der Weise aus, dass die Zellenhöhlen an der Hervorwölbung keinen Antheil nehmen und die Dicke der Wandungen, die neben den Rändern der Zellen etwa 0,03—0,035 mm. beträgt, an den Buckeln auf das Anderthalbfache bis Doppelte steigt. Die Färbung nimmt nach Innen successiv an Intensität ab, und eine feine der Oberfläche parallele Schichtung ist wenigstens an vielen Samen deutlich erkennbar, an andern kaum spurweise auffindbar. Eine äusserste zunächst die Knötchen tragende Schicht von sehr geringer Dicke ist an solchen Stellen, wo die Testa senkrecht zur Oberfläche durchschnitten ist, durch eine scharfe Linie abgegrenzt (vgl. Taf. XXVIII, Fig. 6) und hängt mit den zarten Grenzlamellen der Zellen zusammen; an schiefen Durchschnitten, wie sie wegen der unebenen Beschaffenheit der Oberfläche in den meisten Präparaten nothwendig in grosser Ausdehnung sich vorfinden, ist jene Grenzlinie nicht sichtbar. Während die Testa, für sich mit Chlorzinkjodlösung behandelt, noch etwas intensiver braun, in jener äussersten Lage und den Grenzlamellen gelb gefärbt wird und nur in den inneren Lagen an dünnen Durchschnitten ein leichter violetter Ton hervortritt, so bewirkt dieses Reagens nach kurzem Erwärmen der Testa mit Kalilösung in deren ganzer Masse eine dunkel braunviolette Färbung, und es darf nach diesem Verhalten die Hauptmasse der Testa als in geringem Grad, die Aussenlage sammt den Grenzlamellen in etwas höherem Grad (etwa in der Art der meisten sogenannten Cuticularschichten) cuticularisirt bezeichnet werden.

Es ist nun in diesem erwachsenen Zustand des Samens von einer Zwischenmasse zwischen den Knötchen, wenigstens ohne Anwendung besonderer Beihülfsmittel, sehr gewöhnlich nichts oder nur eine undeutliche Spur wahrzunehmen. Hat man dagegen Kalilösung angewandt, so zeigen sich die Knötchen eingebettet in eine sehr zart contourirte, zwischen ihnen in der Regel sanft eingebuchtete und auch über die knötchenlosen Furchen der Testa

sich als zusammenhängender Ueberzug erstreckende, durch Chlorzinkjodlösung sich sehr diluirt blau, mitunter auch fast gar nicht färbende Zwischensubstanz (Taf. XXIX, Fig. 8 c). Dieselbe wird offenbar dadurch sichtbar, dass sie, zuvor eingetrocknet und geschrumpft, in dem Kali wieder aufquillt, und es lässt schon dieser Erfund vermuthen, dass Zwischensubstanz und Knötchen zusammen eine Membranschicht repräsentiren, die senkrecht zur Fläche in verschieden beschaffene Theile sich differenzirte, von welchen die einen in beträchtlichem Grade cuticularisirten, der andere die Beschaffenheit einer sehr zarten Cellulosemembran beibehielt.

Die schrittweise Verfolgung jüngerer Zustände der Samenhaut lässt nicht den geringsten Zweifel, dass dem wirklich so ist. Beginnen wir mit einem Zustand, wo der Same bei einer Länge von 1,2 mm. bräunlichweiss gefärbt und vollkommen glatt ist, also sowohl der gröbern als der feinern Sculptur entbehrt; der Samenknospenkern umschliesst um diese Zeit den Keimsack noch allseitig, indem sich dieser noch wenig nach der Samenconvexität hin ausgedehnt hat; in der Endzelle des Vorkaims sind erst wenige Theilungen erfolgt. Ein senkrecht durch die Testa-Zellen, deren Aussenwandungen alsdann erst etwa 0,03 mm. dick sind, jedoch die Seiten- und Innenwandungen an Dicke schon beträchtlich übertreffen (Taf. XXVIII, Fig. 1 a), geführter Schnitt zeigt in der Substanz dieser Aussenwandungen eine zur Oberfläche senkrechte zwar verschwommene aber deutliche Streifung, bedingt durch den Wechsel von Partien verschiedenen Lichtbrechungsvermögens und verschiedener Dichtigkeit und gegen die Innenfläche hin sich verlierend. Ausser einem reichlichen plasmatischen Beleg finden sich um diese Zeit als Inhalt der Testa-Zellen zahlreiche kleine Stärkekörnchen, welche bei zunehmender Verdickung der Aussenwandungen in Balde seltener werden und verschwinden. Bei der Flächenansicht der um diese Zeit nur wenig flexuos begrenzten Aussenwandungen an durch einen Flächenschnitt abgetrennten Lamellen, gleichgiltig ob diese Ansicht von Aussen oder von Innen genommen wird, erscheinen die minder dichten Streifen als ein sehr zartes Netzwerk mit polygonalen Maschen (1 b), etwas deutlicher wenn die Membran kurze Zeit in Kalilösung gelegt und dann mit Chlorzinkjodlösung behandelt wurde, wobei sie sich schmutzigblau färbt, während vor Anwendung des Kali durch das letztere Reagens nur eine sehr diluirt bläuliche Färbung erzielt wird. Dass die angegebene Areolirung ihren Sitz nur in der Substanz der Membran

haben kann, wird in diesem wie in den nächstfolgenden Alterszuständen durch die Abwesenheit jeder entsprechenden Unebenheit ausser Zweifel gesetzt. Zwar erscheint in einem wenig vorgeschrittenen Stadium die Oberfläche leicht gewellt, allein die vorhandenen Niveauunterschiede sind so unbedeutend, dass sie weit entfernt wären, für sich allein die weiterhin sich darbietenden Bilder erklären zu können, abgesehen von den positiven Beweisen, welche die Untersuchung für das Vorhandensein und die weitere Ausbildung einer Differenzirung im Innern der Membran an die Hand gibt. Samen von etwa 1,45 mm. Länge, deren Testa, hellbraun gefärbt, erst Anfänge einer gröberen Sculptur durch leichte Vorwölbung ihrer Zellen zeigt, und in welchen die Keimbildung wenig weiter als in dem geschilderten ersten Stadium vorgeschritten ist, zeigen die etwas dicker gewordenen und, wie erwähnt, an der Aussenfläche wenig verunebneten Aussenwandungen schon in zwei Schichten gespalten, von welchen die innere, mit den Seitenwandungen zusammenhängende jetzt noch äusserst zart ist (Taf. XXVIII, Fig. 2 a), aber, sich fortan mächtig verdickend, sich zur braunen Testa zu entwickeln die Bestimmung hat, während die äussere, jetzt noch an Dicke weit überwiegende, in der Umbildung welcher sie verfällt, schon jetzt weitere erkennbare Fortschritte gemacht hat. Einerseits zeigt der Durchschnitt die dichteren, stärker lichtbrechenden Parteen nach Aussen etwas verschmälert; dieselben correspondiren mit den leichten Erhabenheiten der Aussenfläche und es tritt durch Anwendung von Kalilösung die Wellung deutlicher hervor, was auf ein verhältnissmässig stärkeres Aufquellen der dichteren Parteen in dem genannten Mittel zu beziehen sein wird. Andererseits entsprechen diesem Befund die Flächenansichten, welche bei Betrachtung der Membranen von Aussen und von Innen erhalten werden, am besten nach successiver Anwendung von Kali- und Chlorzinkjodlösung, welche auch jetzt eine bedeutend lebhaftere Färbung, als das letztere Reagens allein hervorruft. Während an der Innenseite noch das Maschennetz in gleicher Zartheit wie zuvor fortbesteht, so erscheinen bei der Betrachtung von Aussen die Areolen im Verhältniss etwas kleiner, die Linien breiter und jene deutlich aus der dichteren, diese aus der weniger dichten Masse bestehend, wobei man sich durch successive Einstellung leicht überzeugt, dass die Areolen der beiderlei Ansichten genau correspondiren (vgl. Taf. XXVII, Fig. 2 a u. b mit Erklärung). Es scheint hieraus hervorzugehen, dass das Dickenwachsthum der in Rede

stehenden äusseren Wandschicht in centripetaler Richtung erfolgt ist, in ihren äusseren Lagen daher auch die Differenzirung ihrer Substanz schon weiter fortgeschritten ist und zu einer Verbreiterung der Maschenlinien im Verhältniss zu den dichteren Areolen geführt hat, während in den inneren Lagen die Sonderung erst begonnen hat. Dass auch im weiteren Verlauf das weniger dichte Maschennetz im Verhältniss zu den Areolen an Flächeninhalt gewinnt, ist leicht zu sehen und wird auch schon bei Vergleichung der Figuren Taf. XXVIII, 3 b; 4 b einleuchtend.

Ein folgender Zustand (Taf. XXVIII, Fig. 3 a und b), bei welchem die Zellen der Testa der jetzt 1,6 mm. langen Samen schon gezackte Contouren angenommen haben und ihre Aussenwandungen eine Gesamtdicke von 0,05—0,055 mm. besitzen, zeigt zwar die Innenschicht der letzteren, welche schlechtweg als Testa bezeichnet werden kann, nur wenig, die Aussenschicht überhaupt nicht dicker als vorhin, dagegen in der areolirten Aussenschicht die Sonderung der zweierlei Substanzen beträchtlich mehr ausgeprägt. Die dichteren Areolen, schon im vorigen Stadium (Fig. 2 b) von ungleicher Grösse und unregelmässigen Umrissen, haben an dem Flächenwachsthum der Membran verhältnissmässig geringeren Antheil genommen als die Zwischensubstanz, deren Maschenwerk daher seine Streifen beträchtlich verbreitert hat. Hierbei ist aber das Wachsthum der beiderlei Theile auch weiterhin ein an verschiedenen Stellen ihrer gegenseitigen Grenzen äusserst ungleichmässiges gewesen, so dass schon jetzt die Areolen jene unregelmässigen sinuösen Contouren zeigen, die sie im Wesentlichen fortan beibehalten, sowohl in ihren inneren (an die Testa stossenden) Theilen, welche auch jetzt noch und fernerhin breiter erscheinen, als in ihren äusseren verschmälerten Partien. Es haben mit Einem Wort schon jetzt die Areolen die Gestalt und wesentlichsten Eigenschaften der cuticularisirten Knötchen angenommen. Der Membrandurchschnitt (3 a) weist auch in ihnen die beginnende Differenzirung in eine dichtere Peripherie und eine weniger dichte Innenmasse durch einen vorläufig noch wenig scharfen inneren Contour auf. Endlich zeigt jetzt die Zwischensubstanz eigenthümliche Erscheinungen, welche auf eine auch in ihr eingetretene Scheidung von Theilchen verschiedener Lichtbrechung hinweisen. Es erscheint in ihr eine zarte, äusserst zierliche Zeichnung, bestehend in Reihen von dunkleren Pünktchen, welche stellenweise zu kurzen Linien zusammenzufließen scheinen und welche theils die Areolen, ihrem Umfang



annähernd parallel, umziehen, theils zwischen ihnen durchziehen, und deren Sitz sicherlich im Innern der Zwischensubstanz, nicht an deren freier Oberfläche, ist (Fig. 3 b). Es geht dies nicht blos aus dem Ort ihrer grössten Deutlichkeit bei Wechsel der Einstellung hervor, sondern auch aus dem öftern Erscheinen ähnlicher, freilich weniger leicht auffindbarer und die regelmässige Anordnung nicht verrathender zarter Punkte und Streifen in der Zwischensubstanz der Membrandurchschnitte. In den darauffolgenden Alterszuständen der Membran wird diese zarte, fast marmorirte Zeichnung der Zwischensubstanz durch Vermehrung der Punktreihen noch etwas reicher, wobei indessen die concentrische Anordnung derselben um die Areolen unkenntlich wird; noch später, gegen die Zeit der Samenreife hin, verschwindet sie in Folge des Collapsus und der Vertrocknung der Zwischensubstanz völlig. Die Cuticularisirung der Areolen ist in der vorliegenden Periode noch nicht sehr weit gediehen; zwar werden sie durch Chlorzinkjodlösung zunächst braungelb gefärbt, doch lässt sich durch dieses Reagens schon nach kurzer Einwirkung kalter Kalilösung eine violettbraune Färbung hervorrufen, welche freilich in der Zwischensubstanz noch deutlicher als in den Areolen hervortritt.

In dieser Weise ist die Differenzirung aller derjenigen Gebilde, welche an dem ausgereiften Samen als Bestandtheile seiner äussersten Umhüllung getroffen werden, erfolgt zu einer Zeit, zu welcher die Keimentwicklung eben erst geringe Fortschritte gemacht hat. Doch ist die Testa vorläufig noch sehr dünn; sie ist es, welche von nun an noch die hauptsächlichsten Veränderungen erleidet, indem sie der Sitz eines gewaltigen, mit zunehmender Bräunung verbundenen Dickenwachstums wird (Taf. XXVIII, Fig. 4a; 5a; 6). Die früher erwähnte nicht sehr deutliche Schichtung tritt erst spät, nach erfolgter Verdickung, etwa gleichzeitig mit der letzten Ausbildung des Keims, hervor, und wenn irgendwo, so ist hier leicht zu zeigen, dass die Schichtenbildung sich zu Gunsten der Appositionshypothese nicht verwerthen lässt. Schwefelsäure, welche überhaupt auf die Samenumhüllung, selbst auf die zarte Zwischensubstanz zwischen den Areolen oder Knötchen sehr wenig wirkt, lässt weder die Testa in merklichem Grad quellen, noch macht sie deren Schichtung augenfälliger; ihre Farbe wird durch jenes Mittel ins Röthliche verändert.

Dass in den sich zu den Knötchen ausbildenden Areolen von der Periode an, wo wir sie verlassen haben, noch einiges Wachs-

thum in der Richtung des Dickedurchmessers der zugehörigen Membran stattfindet, wird zwar im Allgemeinen durch die Untersuchung aufeinanderfolgender Zustände (vgl. Taf. XXVIII, Fig. 3 a; 4 a: 5 a; 6 mit Taf. XXIX, Fig. 8 a, b) wahrscheinlich gemacht, doch ist das Mass derselben, das jedenfalls durchschnittlich nicht beträchtlich ist, nicht näher zu bestimmen, wegen der in Beziehung auf die Höhe der Knötchen vorkommenden individuellen Verschiedenheiten zwischen verschiedenen gleich alten Samen. Nicht selten trifft man sogar diese Höhe geringer an älteren Samen als an solchen die einer vorangehenden Altersstufe angehören. In der Form der Areolen tritt keine wesentliche Veränderung mehr hervor (Taf. XXVIII, 3 b; 4 b; 5 b); ihre weitere Ausbildung besteht einerseits in dem Schärferwerden der Scheidung ihrer dichteren Peripherie von dem Innern und andererseits in der in der peripherischen Substanz fortschreitenden Cuticularisirung. Während zunächst noch nach Erwärmen mit starker Kalilösung eine schmutziggviolette Färbung durch Chlorzinkjod entsteht, so werden späterhin durch dieses Reagens die Areolen nach wie vor braungelb tingirt. Die Zwischensubstanz, so lange sie erkennbar, wird in der Regel durch Chlorzinkjod gar nicht oder sehr diluirt schmutzigblau, nach Anwendung von Kalilösung etwas lebhafter, aber selten rein blau gefärbt.

Ueber einen die Umwandlung der Areolen in die Knötchen betreffenden Punkt ist es mir nicht möglich gewesen eine feste Ansicht zu gewinnen. Ohne Zweifel verwandelt sich in der Regel eine Areole in ein einzelnes Knötchen, dagegen legt in manchen Fällen die Art der Gruppierung der Knötchen die Vermuthung einer Entstehung von 2—3 schmalen, stabförmigen Knötchen aus Einer Areole durch Zerklüftung derselben in dichtere getrennte Streifen und stückweise Cuticularisirung nahe. Die direkte Beobachtung hat für eine Lösung dieser Frage keine bestimmten Anhaltspunkte gegeben, und es muss daher dieselbe für jetzt dahingestellt bleiben.

Es ist oben das fast vollständige Verschwinden der Zwischensubstanz auf Rechnung einer Verschrumpfung derselben gesetzt worden, und in der That scheint auch das Widersichtbarwerden derselben nach Anwendung von Kalilösung kaum eine andere Erklärung zu gestatten. Zudem fehlen für die Annahme einer auch nur theilweisen Umsetzung und Auflösung der Zwischensubstanz, da sich die Einbuchtungen zwischen den Areolen weit einfacher auf ein stärkeres Dickenwachsthum der dichteren Parteen beziehen

lassen, alle Anhaltspunkte, sei es, dass man sich die Umsetzung als eine solche in eine in Wasser sich lösende Substanz (Schleim), oder in eine wachsartige Materie vorstellen wollte. Zwar findet man der Aussenfläche der Samen adhärierend eigenthümliche krystallinische Kugeln von 0,025—0,07 mm. Durchmesser, an der dem Samen angedrückten Fläche und (wenn sie, wie es mitunter vorkommt, paarweise zusammenhängen) auch an den Berührungsf lächen abgeplattet, im Centrum Anfangs solid, später mit einer kleinen Höhle, von welcher alsdann Zerklüftungsstreifen nach verschiedenen Richtungen ausgehen (Taf. XXVIII, Fig. 5 d), stark lichtbrechend und von fein strahligem Gefüge. Allein eine Beziehung der Entstehung dieser Gebilde zu den Veränderungen in der oberflächlichsten Schicht der Samenhülle lässt sich durchaus nicht wahrscheinlich machen. Untersucht man sie von jüngern Samen, so lösen sie sich nicht bloss in Schwefel-, sondern auch in verdünnter Salzsäure auf und hinterlassen beim Einäschern ein gleichgestaltetes, in Salzsäure unter Aufbrausen lösliches Aschenskelett, bestehen daher wohl aus einem organisch sauren Kalksalz. Später erscheinen sie durch eine eingelagerte, ohne Zweifel organische Materie bräunlichgelb gefärbt und jetzt weder in Säuren noch in Kalilösung, selbst erwärmter, mehr völlig löslich; in der Regel sondert sich bei Anwendung dieser Reagentien eine periphere Schicht, welche stärker angegriffen wird, von einem Kern, welcher hartnäckigen Widerstand leistet und durch das Kali gebräunt wird. Das Auftreten dieser Ausscheidungen erfolgt jedenfalls in einer weit frühern Periode als in derjenigen, wo es sich um eine Entfernung der Zwischensubstanz durch Umsetzung derselben handeln könnte; ihre Zahl ist äusserst verschieden, indem man sie bald zu mehreren Dutzenden über die Samenoberfläche vertheilt, bald nur vereinzelt oder gar nicht findet. Aehnliche Kugeln, aber nur in geringer Zahl, habe ich auch auf Samenhäuten von *Silene Cucubalus* Wib. gefunden, ohne hier auf ihr Verhalten zu Lösungsmitteln zu achten.

Wenden wir uns von dem vorstehend besprochenen Beispiel einer in einzelne Knötchen auseinander tretenden Cuticularbildung zu den entsprechenden histiologischen Erscheinungen bei andern verwandten Pflanzen, so bietet zunächst die eben genannte *Silene Cucubalus* ähnliche, wenn auch bedeutend einfachere Verhältnisse dar. Die gröbere Sculptur des Samens beruht auf ähnlichen anatomischen Characteren wie bei *Elisanthe*, mit dem Unterschied,

dass die die braune Testa bildenden Zellen mehr nur sinuöse als gezackte Umrisse zeigen und die Buckel im Verhältniss zur Breite ihrer Basis beträchtlich stärker, zum Theil fast in Kegelform, vorspringen, zumal die der Samenconvexität angehörigen und derselben benachbarten, welche erhabener als die auf den Flächen des Samens gelegenen sind. Zur Zeit der Samenreife an feinen Durchschnitten untersucht ist die Aussenfläche der Testa mit kleinen Knötchen von der Gestalt einfacher Warzen und kurzer Stäbchen, letztere oft nach ihrer Spitze fast kegelförmig verschmälert, besetzt (Taf. XXIX, Fig. 13 a u. b), deren Masse völlig homogen, ohne Differenzirung einer dichteren und weniger dichten Substanz, erscheint und durch Chlorzinkjodlösung sowohl vor als nach dem Erwärmen mit Kali gelbgefärbt wird. Eingebettet sind sie in die wasserhelle, farblose, gewöhnlich zart aber scharf contourirte und wenigstens in dem von mir untersuchten Material noch am reifen Samen viel besser als bei der vorigen Pflanze erhaltene Zwischensubstanz, welche auch durch Chlorzinkjodlösung nicht verändert wird. Die Verdickungsmasse füllt die Zellenbuckel nicht vollständig, sondern unter Freilassung einer engen, mitunter etwas verzweigten Spalte oder zweier solcher aus, welche von dem Zelllumen aus in sie eindringen und nicht als spaltenförmige Poren zu deuten, sondern als durch die Aneinanderpressung der gegenüberliegenden Theile der Innenfläche der sich mächtig verdickenden und zugleich ausbauchenden Zellwandung entstanden zu denken sind (Fig. 13 a). Die Knötchen werden gewöhnlich von der Basis der Buckel an nach deren Scheitel successiv niedriger, sinken daher von der Stäbchengestalt zu der sehr niedriger Wärzchen herab, zwischen welchen eben wegen ihrer Kleinheit auch die Zwischensubstanz sehr reducirt und kaum mehr wahrnehmbar ist. Geht man auf den Zustand zurück, wo das äussere Integument noch glatt und bräunlich-weiss gefärbt ist, so erscheinen die Aussenwandungen seiner ziemlich zahlreiche Stärkekörnchen einschliessenden äusseren Zellenlage in Vergleich mit den inneren und seitlichen erst sehr mässig verdickt und nicht geschichtet (Taf. XXIX, Fig. 9); nur die Flächenansicht zeigt in ihnen das Auftreten von kleinen, zerstreuten, weit von einander entfernten Knötchen dichter Substanz; sie werden sammt den Knötchen durch Chlorzinkjodlösung sehr diluirt bläulich tingirt. Wenig später haben sich die noch dünnen (0,003—0,005 mm. messenden) aber schon beträchtlich vorgobauchten Aussenwände in eine innere und äussere Lamelle geschieden (Taf. XXIX, Fig. 10),

von denen jene Anfangs wie die letztere zart ist, aber schnell durch ihr mächtiges Dickenwachsthum die äussere in die Rolle eines dünnen Ueberzuges zurückdrängt (Taf. XXIX, Fig. 11 a; 12) und ihrerseits die Hauptmasse der Testa liefert. In dem genannten Ueberzug ist der Sitz der jetzt nicht bloss von der Fläche aus (Fig. 11 b), sondern auch im Membrandurchschnitt sichtbaren Knötchen, deren Circumferenz in der Flächenansicht abgerundet oder abgerundeteckig erscheint. Ein Wachsthum der Aussenlamelle in die Dicke mit entsprechender Verlängerung der Knötchen zur Stäbchen- und Kegelform muss, wie die Vergleichung der aufeinanderfolgenden Zustände zeigt, wenigstens an der Basis der Buckel noch in namhaftem Grad erfolgen; auch eine Verbreiterung der Knötchen findet deutlich noch während des gewaltigen Dickenwachsthums der Testa statt (Fig. 13 c). Während dieses Wachsthums liegt der Innenfläche der Wandung fortwährend ein dicker Plasmabeleg an; die Anfangs diesem anhängenden Stärkekörner sind lange vor Vollendung der Verdickung verschwunden. Die definitiv verdickte Testa nimmt in dünnen Schnitten noch in ihren inneren Lagen mit Chlorkjodlösung einen leichten violetten Ton an.

An diesen einfachsten Typus von Knötchen- und Stäbchenbildung durch Cuticularisirung zerstreuter und umschriebener kleiner Partien einer Aussenschicht der Zellenwandungen schliesst sich, wofern aus der Betrachtung und Vergleichung der ausgebildeten Zustände, ohne Verfolgung der Entwicklungsgeschichte, ein Schluss gestattet ist, eine Reihe anderer Caryophyllen aus verschiedenen Gattungen, überhaupt die Mehrzahl der untersuchten Arten an. So *Silene Armeria*, *Lychnis chalcedonica*, *Viscaria purpurea*, *Gypsophila altissima*, *Dianthus plumarius*. Die Verschiedenheiten, welche hier vorkommen, betreffen theils mehr den Bau der Testa selbst, die mehr zackige oder mehr sinuöse Circumferenz ihrer Zellen, das bald mehr bald weniger ausgesprochene Hervortreten einer gröberen Sculptur durch Vorwölbung ihrer stark verdickten Aussenwände oder das gänzliche Fehlen einer solchen Sculptur (*Dianthus*); theils beziehen sie sich auf die Knötchenschicht selbst. Bald sind die Knötchen zahlreich und dicht gedrängt (*Lychnis chalcedonica*, *Silene Armeria*), bald mehr zerstreut und selten (*Dianthus*), bald von geringerer bald von grösserer Höhe, wobei das Verhältniss, dass dieselben am Grund der Buckel der Testa sich mehr der Stäbchenform nähern, öfters wiederkehrt; bald ist eine Zwischensubstanz noch am reifen Samen

auffindbar, bald nicht; in letzterer Beziehung wiederholt sich die Erscheinung, dass die Zwischensubstanz zwischen höhern, mehr stäbchenförmigen Knötchen leichter als zwischen denen der kleinsten Form erkennbar bleibt, übrigens finden sich hierin offenbar manche zufällige und individuelle Verschiedenheiten. Mitunter, wie bei *Saponaria officinalis*, sind die Knötchen so klein und wenig zahlreich, dass sie fast blos bei Betrachtung von Flächenschnitten auffindbar sind. Die Testa des glatten Samens von *Tunica Saxifraga*, so ähnlich auch dieser Same bekanntlich in seinem innern Bau dem von *Dianthus* ist, entfernt sich doch etwas von dem beschriebenen Bau der Knötchenschicht. Ihre tief gezackten Zellen haben dicke, in ihren äusseren Lagen tief gebräunte, nach Innen heller gefärbte Aussenwandungen; die Knötchen haben sehr geringe Höhe, sind aber dafür mehr als in den Fällen der letztbesprochenen Kategorie in die Fläche entwickelt und von ähnlicher Circumferenz wie bei *Elisanthe*, daher die Flächenansicht zahlreiche dunkelbraune sinuöse Areolen auf heller braunem Grunde zeigt. Der Durchschnitt der reifen Testa zeigt aber noch die Anwesenheit einer farblosen Zwischensubstanz, in welche die dunkeln Areolen eingestreut sind, daher auch da, wo die Zwischensubstanz nicht mehr erkennbar ist (was stellenweise der Fall ist), doch über die Bedeutung der Areolen kein Zweifel bestehen kann.

Gegenüber diesen einfachen Fällen steht als der bei Weitem complicirteste unter den untersuchten der von *Saponaria ocimoides* L., welcher wegen der Eigenthümlichkeiten seiner Erscheinung und Entwicklung noch einer besonderen Beschreibung werth ist. Die Testa der Samen dieser Pflanze besitzt eine durch sehr mässig convexe Zellenbuckel bedingte, sonst der von *Elisanthe noctiflora* ähnliche Sculptur. Ihre Zellen sind von zackigen Contouren, die Aussenwandungen wie bei den verwandten Pflanzen ansehnlich verdickt ohne erkennbare Schichtung, in den äusseren Lagen stärker, in den inneren schwach gebräunt, unter Chlorzinkjodlösung violettbraun mit Ausnahme eines äussersten, bei senkrechter Schnittrichtung durch eine scharfe Linie abgegrenzten Saumes, welcher sich gelb färbt. Auf dieser Testa nun stehen fast pallisadenförmig sehr zahlreiche, gewöhnlich etwas hin und her gebogene Stäbchen von ungleichmässiger, allgemein aber geringer Dicke und bis 0,009 mm. Länge (Taf. XXX, Fig. 19 a u. b); ihre Substanz ist cuticularisirt, wird auch nach dem Erhitzen mit Kalilösung durch Chlorzinkjod gelbgefärbt. Häufig findet man sie

kürzer als das angegebene Mass, unvollständig erhalten, verbogen oder abgebrochen oder streckenweise ganz fehlend, vielleicht nur in Folge unvermeidlicher Eingriffe bei der Präparation. Nur bei ausdrücklichem Suchen darnach entdeckt man am erwachsenen Samen Andeutungen einer Zusammengehörigkeit dieser Stäbchen in kleine Gruppen, oder einen Zusammenhang ihrer Spitzen; ebenso sind von einer verbindenden Zwischensubstanz höchstens einzelne kaum erkennbare Spuren in Form einer verschrumpften Masse zwischen den Stäbchen zu sehen, dagegen tritt eine solche Zwischensubstanz gewöhnlich nach der Behandlung mit Kalilösung hervor (Fig. 19 c) als zart contourirte, farblose und durchsichtige, mit Chlorzinkjod sich sehr diluirt violett färbende, der Testa aufgelagerte Aussenschicht, in welche jetzt die Stäbchen eingebettet erscheinen. Dieselbe wird, auch wenn sie mit den Stäbchen verhältnissmässig gut erhalten ist, von den Testa-Wänden immer noch um das Doppelte an Dicke übertroffen.

Geht man auf jüngere Zustände zurück, so findet man an dem Samen, wenn er noch sehr jugendlich, glatt, kaum halb so lang als im reifen Zustand und bräunlichweiss gefärbt ist, eine Beschaffenheit der äussersten Integumentschicht, welche der bei *Elisanthe noctiflora* als Ausgangspunkt benutzten sehr ähnlich ist (Taf. XXIX, Fig. 14, Taf. XXX, Fig. 15 a u. b); die noch wenig sinuösen Zellen sind in ihren mit Chlorzinkjod sich schmutzig bläulichweiss färbenden Aussenwandungen mässig verdickt und zeigen in der Durchschnichtsansicht eine undeutliche hellere und dunklere Streifung, bei der Flächenansicht von Aussen Areolenbildung, wobei die Areolen der dichteren, die Zwischenlinien zwischen denselben der minder dichten Substanz entsprechen. Stellt man nun so ein, dass eine etwas tiefere Schicht zur Ansicht kommt, zumal wenn man die Membran von der Innenfläche her betrachtet, so erscheinen die Areolen verhältnissmässig grösser, das Maschenwerk als feines polygonales Liniennetz. Bei gewöhnlicher Temperatur in Kalilösung gelegt quillt die Membran um diese Zeit um beiläufig das Doppelte ihrer Dicke (von etwa 0,003 auf 0,006 mm.) auf unter Unkenntlichwerden der Areolenbildung und Streifung. Der Inhalt der Zellen besteht ausser dem plasmatischen Wandbeleg aus zahlreichen diesem anhängenden Stärkekörnchen, welche in späteren Perioden seltener werden und verschwinden. Ein wenig älterer Zustand (Taf. XXX, Fig. 16 a, b) zeigt nun eigenthümliche Veränderungen. Einerseits fängt schon jetzt eine dünne äusserste

Schicht an als zartes Häutchen sich, von den Grenzgegenden der Zellen anfangend, abzulösen, was vielleicht durch die Eingriffe bei der Präparation zunächst beschleunigt werden mag; andererseits zeigt der Membrandurchschnitt die den dichteren Areolen entsprechenden Parteen nach der Oberfläche hin zugespitzt und mit breiter Basis einer zusammenhängenden dichteren Innenlamelle auf sitzend (16 a); die Grenze zwischen dichter und weniger dichter Substanz daher als spitz gezackte Linie. Die Gesamtform der Areolen ist daher annähernd kegelförmig und es entspricht dem Umstand, dass dieselben in der Flächenansicht jetzt und in den nächstfolgenden Stadien sehr wenig scharfe Contouren mit verschwommenen Rändern (16 b; 17 b) und je nach der Einstellung beständig wechselnden Durchmesser darbieten. Um diese Zeit haben sich die Zellwände auch der zweiten Schicht des äusseren Integuments etwas verdickt, welche zuvor (Taf. XXIX, Fig. 14) sehr zartwandig geblieben waren; die beiden Zellschichten des inneren Integuments bleiben stets vollkommen dünnwandig mit Ausnahme der Innenwände der inneren Schicht, welche sich verdicken, Cuticula-artiges Verhalten zeigen und zur inneren Samenhaut werden (Fig. 14). Mit der fortschreitenden Verdickung der Zellwände der Testa, wie sie in dem Taf. XXX, Fig. 17 a dargestellten Zustand stattgefunden hat, werden einerseits die kegelförmigen Parteen dichter Substanz mehr in die Länge gezogen, andererseits hat sich jetzt eine zunächst noch dünne Innenschicht, welche durch das beträchtliche Dickenwachsthum das sie erfährt, zur eigentlichen Testa wird, abgetrennt. Das oberflächliche Membranhäutchen ist jetzt in grossen Fetzen, welche die Grenzen der zugehörigen Zellen als scharfe Linien erkennen lassen, abgelöst, stellenweise ganz verloren gegangen, anderwärts noch aufliegend. Die Zeit seiner völligen Abstossung ist überhaupt sehr verschieden selbst an verschiedenen Theilen desselben Samens und scheint grossentheils von Zufälligkeiten und äusseren Einflüssen abzuhängen. Die Oberfläche der Samen erscheint demzufolge oft, selbst in einem der Reife nahen Stadium, an den einen Stellen glänzend, an den andern etwas opak. Flächenansichten des erwähnten Häutchens lassen in seiner Substanz eine grosse Zahl kleiner, fein punktförmiger Knötchen dichter Substanz erkennen, die indessen späterhin, bei allmählich eintretender Decomposition, undeutlich werden. Durch Kalilösung wird in dem vorliegenden Stadium zwar nur mehr eine geringe oder keine Vergrösserung des Dickendurch-



messers der Areolenschicht hervorgebracht, dagegen wird die Gestalt der dichteren Partien undeutlich und es bleiben dieselben in Membrandurchschnitten mehr nur in Form etwas dicker, verschwommener, zur Fläche senkrechter Streifungen dieser Schicht erkennbar. Zugleich tritt an die Stelle der schmutzig grauvioletten Färbung, welche die ganze Schicht durch Chlorzinkjodlösung annimmt, nach vorgängiger Einwirkung von Kali eine reiner hellviolette, wogegen sich die dünne Innenschicht sammt den mit dieser zusammenhängenden Seitenwandungen der Testa-Zellen (und der inneren Samenhaut) intensiv gelbbraun färben. Das Flächenwachsthum der Testa-Zellen ist um diese Zeit noch nicht vollendet, ihre Umrisse sind noch mässig geschweift und die undeutliche Areolirung der Flächenansicht besteht noch annähernd in derselben Weise wie in der vorausgegangenen Periode fort (Fig. 17 b).

Ein etwas älterer Zustand zeigt nun nicht blos die Testa anscheinlich verdickt (Taf. XXX, Fig. 18 a—c), sondern auch in der Areolenschicht neue auffallende Veränderungen eingetreten. An der Stelle der zusammenhängenden kegelförmigen Partien dichter Membransubstanz erscheinen jetzt gleichgestaltete Gruppen dünner Streifen einer Cuticula-artig reagirenden Substanz, welche grossentheils bei senkrecht durch die Membran geführten Schnitten ihre Zusammengehörigkeit als die Repräsentanten der früheren Areolen an ihrer gegenseitigen Lage und Anordnung auf den ersten Blick zu erkennen geben. An anderen Stellen ist dieses Verhältniss unkenntlich geworden, sei es in Folge ungeeigneter Schnitttrichtung, sei es durch nicht axile Durchtrennung von Areolen; viele Streifen und Stäbchen sind daher scheinbar regellos und unzusammengehörig angeordnet neben jenen fast an die Gestalt von bald mehr schlanken bald niedrigeren Spitzbögen erinnernden Gruppen. Die Cuticularisirung ergreift also blos einzelne schmal streifenförmige Stücke der peripherischen Substanz der Areolen, während der übrige Theil derselben so gut wie die Zwischensubstanz von jenem Prozess ausgeschlossen bleibt. Uebrigens ist die Zwischensubstanz um diese Zeit noch vollkommen gut erhalten, nach Aussen durch einen zarten aber deutlichen Contour abgegrenzt und wird überdies durch Chlorzinkjod nach Anwendung von Kalilösung sehr diluirt violett gefärbt, die Stäbchen nach wie vor gelb. Die Flächenansicht (Fig. 18 f) zeigt, wenn man für eine der Basis der Stäbchen entsprechende Ebene einstellt, dieselben als etwas unregelmässig contourirte kleine dichte Areolen von viel geringerem Durchmesser

als die früher sichtbar gewesenen und ohne erkennbare Anordnung in zusammengehörige Gruppen.

Wir haben oben gesehen, dass in dem darauffolgenden Stadium der Samenreife die gruppenweise Verbindung der Stäbchen auch auf dem Membrandurchschnitt grösstentheils aufgehoben und die Zwischensubstanz durch Schrumpfung unkenntlich geworden ist. Es ist nicht sicher zu sagen, was die nächste Ursache der Auflösung der Stäbchenverbände ist; indessen dürfte dieselbe mit Wahrscheinlichkeit eben in der Schrumpfung der Zwischensubstanz gesucht werden, welche in der dem Vertrocknen zunächst ausgesetzten äussersten Schicht der Zwischensubstanz beginnen und sich hier stärker geltend machen und eben dadurch die convergirenden Spitzen der Stäbchen von einander entfernen wird. Häufig mögen diese Stäbchen schon bei dem Schrumpfen der ganzen Areolenschicht in ihrer Form beeinträchtigt werden, anderemal der schlecht erhaltene Zustand, in welchem sie im Stadium der Samenreife oder einer dieser nahen Periode getroffen werden, auf Rechnung unvorsichtiger Behandlung zu setzen sein. Das Charakteristische des letztbesprochenen Falles beruht, wie wir sehen, abgesehen von der Ablösung einer oberflächlichsten Lamelle darauf, dass die Areolen sich in eine Anzahl cuticularisirender dünner Streifen auflösen, während der zwischen diesen gelegene Theil nicht cuticularisirt, ein Verhalten, zu welchem das bei *Elisanthe noctiflora* geschilderte eine Art von Uebergang bildet.

Werfen wir schliesslich einen flüchtigen vergleichenden Blick auf die anderweitig vorkommenden verwandten Erscheinungen bezüglich der Zusammensetzung pflanzlicher Zellmembranen aus Parteen verschiedener Beschaffenheit, so reihen sich die besprochenen Thatfachen unzweifelhaft zunächst an die bekannten Fälle von deutlicher Areolirung solcher Membranen, theils cuticularisirender theils nicht cuticularisirender, speziell an diejenigen, in welchen nicht die minder dichten Theile die Maschenräume eines dichteren Netzwerkes ausfüllen, wie z. B. in den Makrosporen von *Marsiliaceen*, sondern in welchen vielmehr auf der Membranfläche senkrecht stehende Parteen dichter Substanz der minder dichten eingelagert sind, wie z. B. in der Exine mancher Pollenzellen, derer von *Cucurbita*, *Astrapaea*, von *Malvaceen*. Selbst an Zellen der äussersten Samenintegumentschicht lässt sich ein in diese Reihe gehöriges Verhalten ohne Zweifel noch mehrfach bei andern Phanerogamen als gerade den *Caryophyllen* nachweisen,

und es kann einstweilen als hierher gehöriges auffallendes Beispiel eine Pflanze aus einem benachbarten Verwandtschaftskreis, *Portulaca grandiflora*, angeführt werden. Die beträchtlich harte Testa der Samen dieser Pflanze hat eine ganz ähnliche Zusammensetzung aus den verdickten Aussenwänden der zackig contourirten äusseren Integumentzellen, welche zum Theil in abgerundeten aber steilen Buckeln nach Aussen vorgewölbt sind und so gewissen Parteen des Samens die ihnen eigenthümliche zierliche Sculptur verleihen. Sehr frühzeitig sondern sich jene Aussenwände in ganz ähnlicher Weise wie bei den erwähnten Caryophyllen in zwei Lagen, eine innere, welche zur Hauptmasse der Testa heranwächst, sich aber nicht gleichmässig, wie bei jenen, sondern in charakteristischer Weise partiell <sup>1)</sup> verdickt, und eine äussere, welche in sehr zahlreiche, feine, pallsadenförmig gestellte dichtere Stäbchen und eine minder dichte Grundmasse sich differenzirt. Diese Scheidung wird bald nach der Sonderung der zwei Membranschichten von einander sichtbar und stellt sich von da an bis zum Stadium der Samenreife, in welchem diese äussere Membranlage viel dünner als die innere ist, bei der Flächenansicht stets dar als feine dichte Punktirung, bei der Durchschnittsansicht als zur Fläche senkrechte sehr ausgeprägte Streifung. Bezüglich ihres mikrochemischen Verhaltens zeigt die Aussenschicht mindestens in so fern Cuticulaartige Eigenschaft, als sie durch Kalilauge (schon kalte bei mehrtägiger Einwirkung) zur Ablösung gebracht wird. Die punktförmigen Areolen, welche die oberflächlichste Schicht der dunkeln harten Testa einer andern Portulacee, *Calandrinia speciosa*, bei der Flächenansicht erkennen lässt, dürften ebenfalls hierher gehören.

Gegenüber dem Verhalten jener areolirten Pollenmembranen zeigt nun das der oben besprochenen Samenhautmembranen einmal den Unterschied, dass bei den letzteren die Areolirung nur eine Wandungsschicht betrifft, welche wenigstens bei definitiver Ausbildung der Membran den bedeutend kleinern Theil ihrer Dicke begreift, sodann aber und hauptsächlich den, dass hier die Sonderung

1) Der senkrechte Durchschnitt dieser verdickten und braun gefärbten Membranschicht zeigt nämlich eine grosse Zahl von Substanzlücken, welche den grössten Theil ihrer Dicke porenkanalartig durchsetzen; dieselben sind jedoch, wie die Flächenansicht von Stücken der Testa, (namentlich solchen, die durch Maceration in der Schulze'schen Mischung durchsichtiger gemacht worden sind) zeigt, keine Porenkanäle, sondern Spalten, welche unter einander zu einem im Bereich jeder einzelnen Zelle der Testa zahlreiche polygonale Maschen bildenden Netzwerk verbunden sind.

in dichtere und weniger dichte Membranpartieen eine noch weitergehende, zu einem beträchtlichen Unterschied in den stofflichen Verhältnissen dieser Partieen führende Differenzirung einleitet, sofern die Grundmasse, so viel sich erkennen lässt, keine namhafte chemische Veränderung erleidet, sondern nur häufig einer mehr oder weniger frühzeitigen Vertrocknung unterliegt, welche bei ihrem ohne Zweifel bedeutenden Wassergehalt sich als hochgradige Schrumpfung darstellt, die Areolen dagegen entweder ihrer ganzen Substanz nach, oder, nachdem sich in ihnen eine weitere Sonderung vollzogen hat, wenigstens in einzelnen ihrer Theile einer stofflichen Veränderung anheim fallen, welche nach den mitgetheilten Reactionen und mit Rücksicht auf die oberflächliche Lage der fraglichen Membranschicht unbedenklich als Cuticularisirung wird bezeichnet werden dürfen, so gut wie jene Veränderungen pflanzlicher Zellhäute, welche zu der Bildung der sogenannten ächten Cuticula und der Cuticularschichten führen. Hierin mag dann endlich auch die Hinzuzählung der besprochenen Gebilde zu den cuticularen und damit die Betitelung des vorstehenden Aufsatzes ihre Rechtfertigung finden.

Dass die Entstehung der verschieden-gestaltigen cuticularisirten Vorsprünge auf der Testa der Caryophylleen mit der Entwicklung der leisten-, höcker- und stachelartigen Hervorragungen auf der Exine vieler Pollenkörner und Sporen, der Membran der vegetativen Zellen der Desmidiaceen<sup>1)</sup> nichts gemein hat, bedarf kaum erst der ausdrücklichen Erwähnung. Die letzteren Gebilde sind nach jetzigen Kenntnissen als das Produkt eines ungleichmässigen, in manchen Fällen deutlich die dichteren Membranpartieen bevorzugenden centrifugalen Dickenwachsthums der bezüglichlichen Zellhäute zu bezeichnen<sup>2)</sup>. Spuren einer solchen Ungleichmässigkeit des Wachsthums lassen sich zwar in einigen der besprochenen Fälle, wie erwähnt, während einer bestimmten Periode der Entwicklung auch auffinden, allein dass in der Hauptsache ganz andere Prozesse der Entstehung der Gebilde, die uns hier beschäftigt haben, zu Grunde liegen, hat sich, wie gezeigt worden ist, durch schrittweise Verfolgung der aufeinanderfolgenden Zustände mit Sicherheit feststellen lassen.

---

1) Sowie gewisser Zellen innerer Gewebe einiger Marattiaceen, Luerassen, bot. Ztg. 1873, No. 43 (spätere Anm.).

2) Hofmeister, Handb. d. phys. Bot. I, 185 ff.; 200.

## Erklärung der Figuren.

Sämmtliche Figuren sind bei derselben, etwa 650fachen, Linearvergrößerung entworfen.

### Taf. XXVIII.

#### *Elisanthe noctiflora.*

Fig. 1a. Durchschnitt der äussersten Integumentzellschicht eines noch sehr jungen Samens.

Fig. 1b. Flächenansicht eines Theils der Aussenwand einer Zelle derselben Schicht aus einem Samen derselben Altersstufe.

Fig. 2 a und b. Den Figuren 1a und b entsprechende Ansichten von Samen einer und derselben, etwas älteren, Entwicklungsstufe. 2b ist Flächenansicht von Aussen. Die dichteren Partien sind, um ihre Gestalt deutlich hervortreten zu lassen, dunkler gehalten als die Zwischenmasse.

Fig. 3 a und b. Entsprechende Ansichten aus noch etwas älteren Samen.

Fig. 4 a und b. Entsprechende Präparate aus einer folgenden Altersstufe.

Fig. 5 a—c. Entsprechende Präparate aus einer noch fortgeschrittenen Altersstufe. 5b ist Flächenansicht bei oberflächlichster, 5c solche bei tieferer Einstellung.

Fig. 5d. Krystallinische Kugel von der Oberfläche eines Samens der Altersstufe 5.

Fig. 6. Durchschnitt eines Stücks der Aussenwandung einer Testa-Zelle von einem noch etwas älteren Samen als 5.

### Taf. XXIX.

#### Fig. 7—8. *Elisanthe noctiflora.*

Fig. 7 a und b. Flächenansichten von Stücken von Testa-Zellen von Samen, welche wenig älter als 6 sind. 7a bei oberflächlicher, 7b bei tieferer Einstellung.

Fig. 8 a und b. Durchschnitte von Aussenwandungen der Testa-Zellen reifer Samen.

Fig. 8c. Knötchenschicht von einem derartigen Durchschnitt, nach dem Erwärmen mit Kalilösung.

#### Fig. 9—13. *Silene Cucubalus.*

Fig. 9. Durchschnitt der äussersten Integumentzellschicht eines noch sehr jungen Samens.

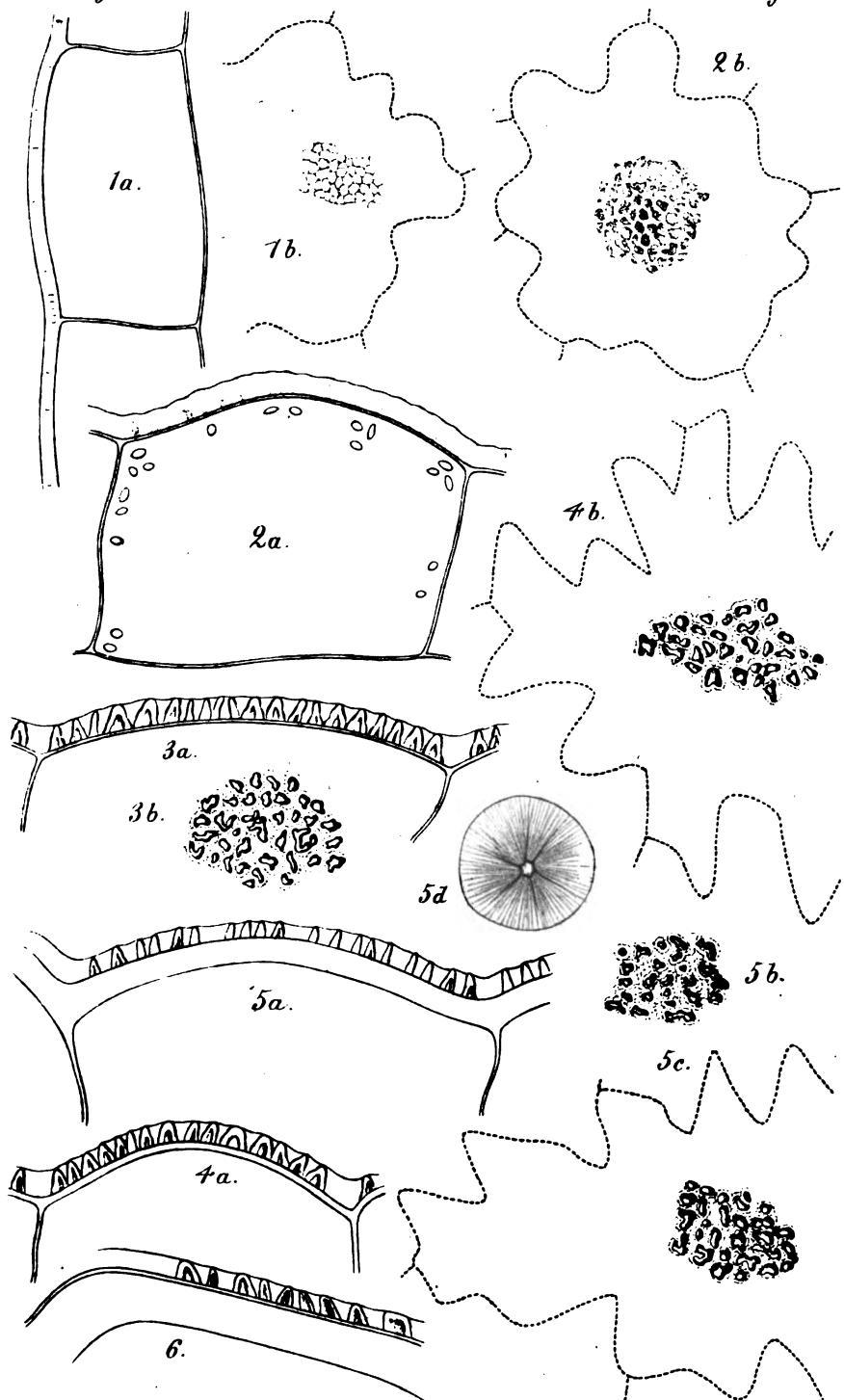
Fig. 10. Durchschnitt der Aussenwand einer Zelle derselben Schicht eines etwas älteren Samens.

Fig. 11a. Durchschnitt einer entsprechenden Zellwand aus einem noch etwas älteren Samen.

Fig. 11b. Flächenansicht einer solchen (nicht vorgewölbten) Zellwand aus einem Samen der Altersstufe 11a.

Fig. 12. Durchschnitt der Aussenwand einer Testa-Zelle eines noch etwas älteren Samens.

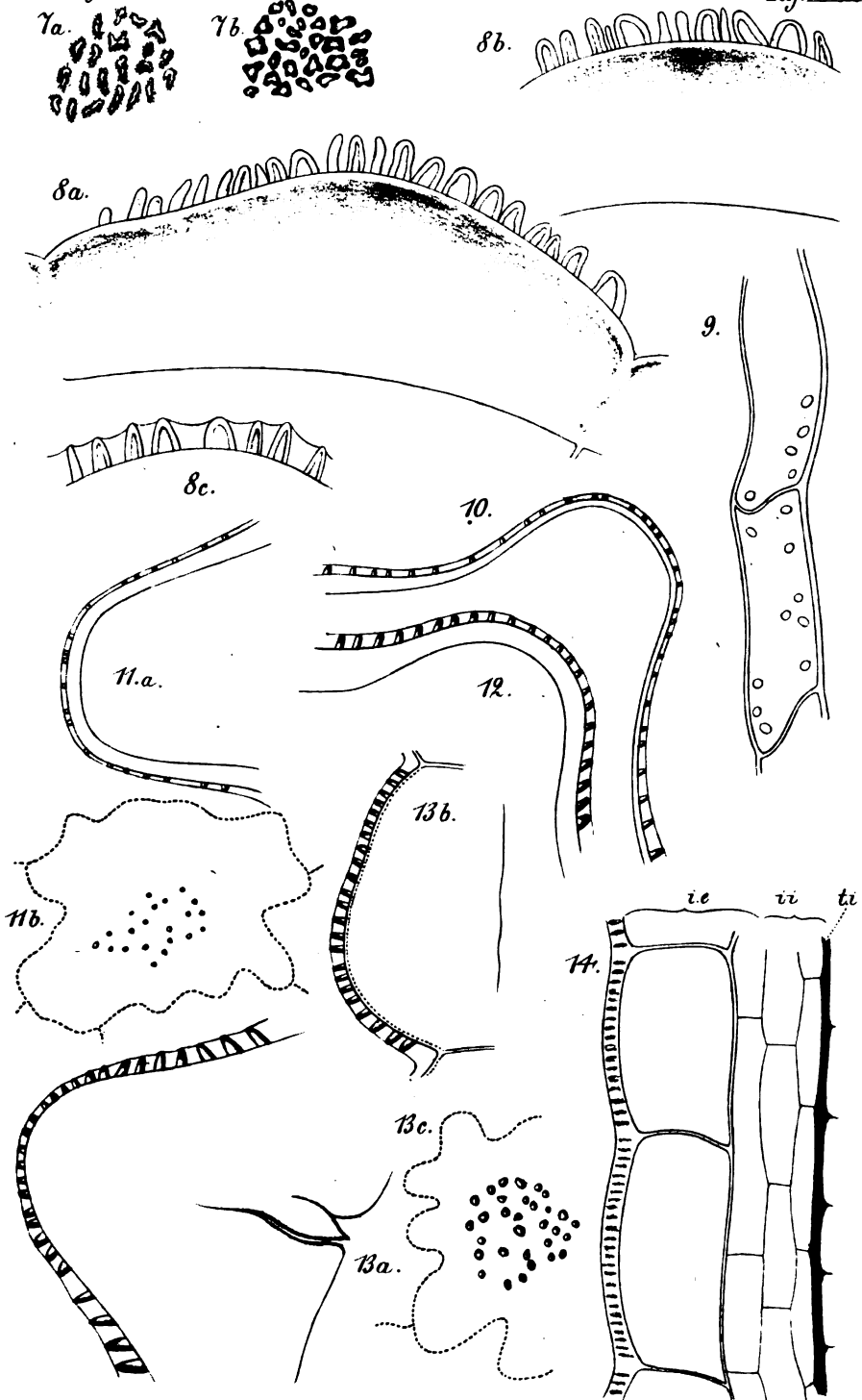
Fig. 13a—c. Testa eines reifen Samens. a und b Durchschnitt der Aussenwände von Testa-Zellen; c Flächenansicht einer (nicht ausgebauchten) Partie einer solchen Zelle.



*Hegelmaier ad nat. del.*

*Lith. v. Laue.*



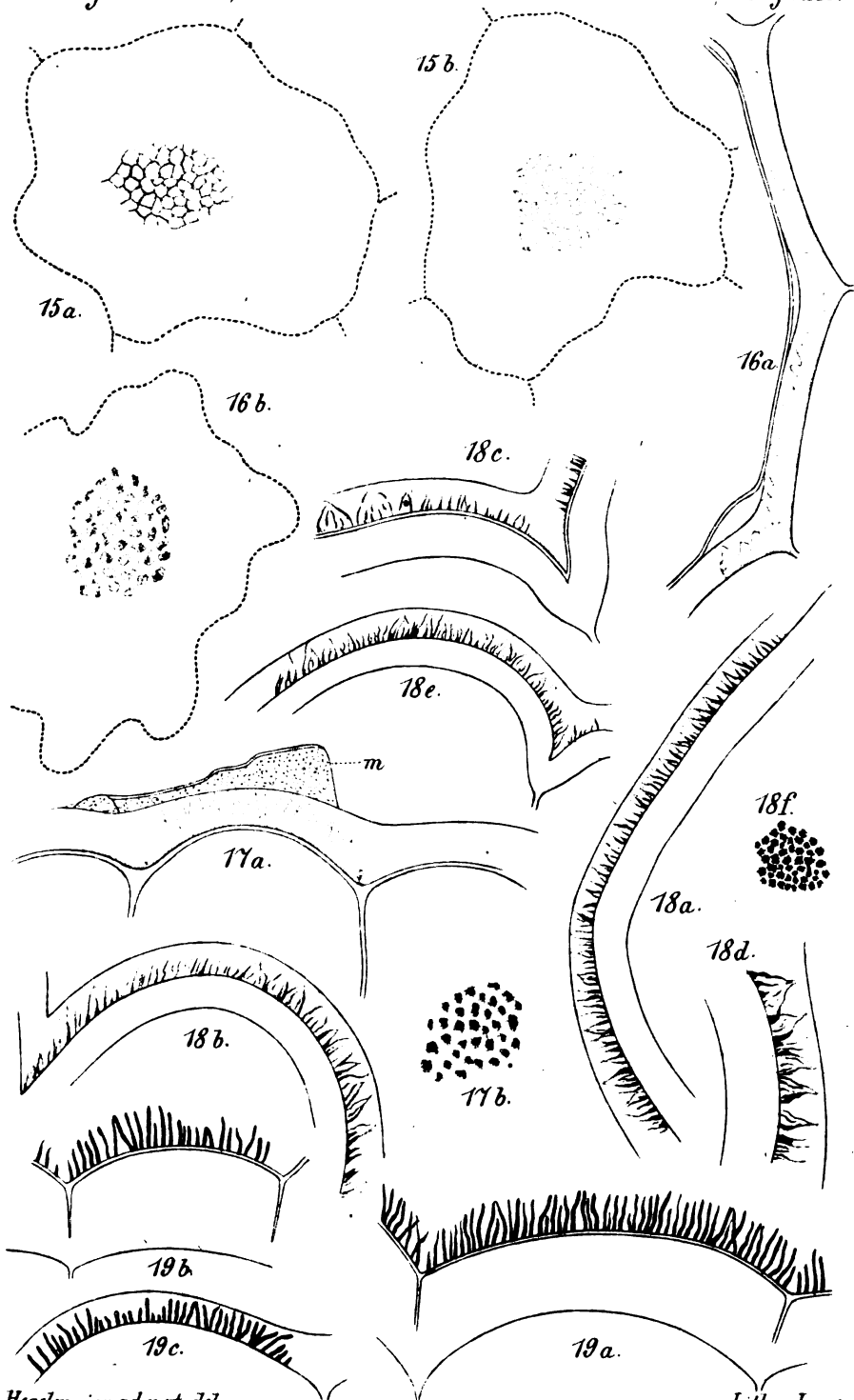


Hegelmater ad. nat. del.

Lith. v. Lauer.







Hegelmaier ad nat. del.

Lith v. Laue.



Fig. 14. *Saponaria ocimoides*.

Fig. 14. Durchschnitt der Integumente eines sehr jungen Samens, ie äusseres, i i inneres Integument; ti verdickte Lamelle, welche zur inneren Samenhaut wird.

## Taf. XXX.

*Saponaria ocimoides*.

Fig. 15a und b. Flächenansichten äusserer Integumentzellen von Samen desselben Alters wie Taf. XXIX, Fig. 14. 15a von Innen, 15b von Aussen.

Fig. 16a und b. Durchschnitte- und Flächenansicht derselben Zellen wenig älterer Samen. Das Präparat 16a hat sich in der Weise gekrümmt, dass die convexe Aussenseite eine Concavität beschreibt. Die dichteren Partien sind in den Figuren 15b; 16a und b; 17b der Deutlichkeit halber dunkel gehalten.

Fig. 17a und b. Durchschnitt und Flächenansicht derselben Zellen noch älterer Samen. m fein punktirtes sich von der Oberfläche ablösendes Häutchen.

Fig. 18a—e. Durchschnitte von Aussenwandungen der Testa-Zellen von der Reife nicht mehr weit entfernter Samen.

Fig. 18f. Flächenansicht der Testa-Zellen gleich alter Samen wie 18a—e.

Fig. 19a—c. Durchschnitte von Aussenwandungen der Testa-Zellen reifer Samen. 19c nach Erwärmen mit Kalilösung.

Tübingen, im März 1873.

# Ueber Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica*.

Von

**Dr. W. Pfeffer,**

a. o. Professor in Bonn.

Seit Dutrochet's<sup>1)</sup> schönen Untersuchungen war es eine ohne jede Ausnahme verbreitete Ansicht, dass die Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica* durch eine Wasserbewegung veranlasst werde, welche, wie die Experimente unseres Autors zeigen, allein durch die Gefässbündel vermittelt werden müsste. Bei meinen Untersuchungen über Reizbarkeit<sup>2)</sup> gelang es mir nun nicht einen Uebertritt von Flüssigkeit in das die Gelenke von *Mimosa pudica* durchziehende Gefässbündel mit Sicherheit festzustellen, während ich nachweisen konnte, dass bei der auf Reiz erfolgenden Einkrümmung der Gelenke faktisch Flüssigkeit aus diesen austritt, indem sie sich in den Intercellularräumen zwischen den Parenchymzellen des Polsters in das dem Gelenke beiderseitig angrenzende Parenchymgewebe bewegt. Jedenfalls folgt aus meinen Versuchen mit Sicherheit, dass, wenn überhaupt, nur ein beschränktes Quantum Flüssigkeit in das Gefässbündel eintritt, und unter diesen Umständen musste sich die Frage nach der Ursache der Reizfortpflanzung um so mehr aufdrängen, als thatsächlich weder durch Dutrochet, noch einen anderen Forscher ein zwingender Beweis dafür beigebracht ist, dass durch eine Wasserbewegung die Uebertragung des Reizes von einem Gelenke zu einem anderen zu Stande kommt. Dieses könnte ja auch dadurch geschehen, dass in dem Gefässbündel sich reizbare Zellen finden, welche die Fortpflanzung des

---

1) *Récherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux* 1824, p. 69 ff. und *Mémoires pour servir à l'histoire d'anatomiques et physiologiques des végétaux et des animaux* 1837, p. 272 ff. Mir ist nur die Brüssler Ausgabe dieses Werkes zu Händen.

2) *Physiologische Untersuchungen* 1873, p. 46.

Reizes auf ein anderes Gelenk vermittelten, ohne dass deshalb der verholzten und widerstandsfähigen Elementarorgane des Holzkörpers halber, eine sichtbare Bewegung der fraglichen Partien der Blattstiele oder der Zweige zu Stande käme. Oder es wäre möglich, wenn auch nicht wahrscheinlich, dass bei der Reizung Zersetzung irgend eines Stoffes stattfände, dessen Zersetzungsprodukte zu einem anderen Gelenke geleitet würden und hier den Anstoss zur Reizung gäben. Es könnte ferner möglich sein, dass die langsamere Fortpflanzung des Reizes, wie sie nach einfacher Berührung eines Gelenkes beobachtet wird, überhaupt auf anderen Ursachen beruhte, als die ungleich schneller sich fortpflanzende Reizung in Folge des Einschneidens in den Stengel. Hierbei schiesst bei safterfüllten Mimosen, an denen allein das Experiment gelingt, ein Flüssigkeitstropfen rapid hervor, der möglicherweise aus communicirenden Elementarorganen des Gefässbündels durch hohen hydrostatischen Druck hervorgepresst werden könnte. Dann würde aber vielleicht durch eine kleine Aenderung des Durchmessers der flüssigkeitserfüllten Räume, resp. des Gefässbündels die Reizung bewirkt, die unter solchen Umständen nicht durch einen Uebertritt von Flüssigkeit aus dem Gefässbündel in das Parenchym, sondern durch rein mechanischen Anstoss veranlasst worden wäre.

In meinen physiologischen Untersuchungen <sup>1)</sup> musste ich mich darauf beschränken diese Fragen aufzuwerfen, deren experimentelle Prüfung im verflossenen Sommer indess ergab, dass in der That Wasserbewegung die alleinige Ursache der Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica* ist. Damit ist aber auch endgültig festgestellt, was ich in meiner citirten Arbeit unentschieden lassen musste, dass faktisch bei einer Reizbewegung ein gewisses Quantum Flüssigkeit aus dem Parenchym in das Gefässbündel des Gelenkes übertritt.

Das Fehlen reizbarer, eine Verbindung zwischen den Gelenken bildender Zellen lässt sich vermittelt localer Aetherisirung oder Chloroformirung nachweisen. Durch die Dämpfe von Aether und Chloroform wird die Reizbarkeit empfindlicher Zellen, wie das Verhalten der Gelenke zeigt, sehr schnell sistirt <sup>2)</sup> und wenn also über Blattstiel- oder Stengelstücke, welche in geeigneter Weise den Dämpfen der genannten Körper ausgesetzt waren, sich ein Reiz

1) L. c., p. 46 ff.

2) Vergl. meine physiolog. Untersuchungen p. 64.

fortpflanzt, so kann dieses jedenfalls nicht durch Vermittlung sensitiver Zellen geschehen. Bei meinen Versuchen wurden in der Mitte eines secundären Blattstieles zwischen 2 bis 4 Blattpaaren liegende Stücke des Stieles mitsammt ihren Blättern kürzere oder längere Zeit in einer Aether oder Chloroformdampf enthaltenden Atmosphäre gehalten und gefunden, dass, wenn die Gelenke längst unempfindlich waren, das Einschneiden in ein Blättchen das Zusammenfallen auch der auf der anderen Seite der aetherisirten Stelle inserirten Blättchen nach sich zog. Wurde z. B. ein Blättchen des obersten Blattpaares verletzt, so falteten sich die tiefer stehenden Blättchen in gewöhnlicher Weise successive zusammen, die aetherisirten <sup>1)</sup> blieben unbeweglich, aber die auf dieselben folgenden Blattpaare wurden wieder eines nach dem anderen gereizt.

Ein ganz gleiches Verhalten wurde bei Verwendung sehr reizbarer Objekte wiederholt auch dann beobachtet, wenn Endblättchen einfach durch Berührung gereizt wurden. Vielfach setzte sich freilich der Reiz nicht über die aetherisirte Stelle fort, allein hierdurch wird die Beweiskraft der positiven Resultate nicht beeinträchtigt. Denn auch dann, wenn man in der Mitte eines Blattstieles die Blättchen zweier Paare mit ihren Gelenken entfernt, wird man häufig beobachten, dass das durch einfache Berührung hervorgerufene successive Zusammenfallen der Blättchen bis zu den weggeschnittenen Blättern, aber nicht über diese hinaus fortschreitet. Offenbar reichte hier die durch das Zusammenfallen eines Blättchenpaares hervorgerufene Wasserbewegung zwar hin, um in den Gelenken des nächst stehenden Paares als Reiz zu wirken, war indess nicht ansehnlich genug, um auf grössere Strecken noch eine Auslösung der Reizbewegung in den Gelenken zu veranlassen. Die durch selbst leises Einschneiden eines Blättchens hervorgerufene Wasserbewegung und damit auch die Fortpflanzung des Reizes ist immer ansehnlicher, als bei einer durch Berührung bewirkten Reizung eines Blättchenpaares. Bei einer solchen falten sich gewöhnlich nur die Blättchen desselben secundären Blattstieles zusammen, während das Einschneiden eines Endblättchens an einigermaßen empfindlichen Objekten meist eine, natürlich basifugal fortschreitende Reizung der Blättchen anderer Fiederstrahlen desselben Blattes nach sich zieht und ausserdem eine Reizbewegung in

1) Die Blättchen bleiben beim Aetherisiren nicht ganz eben ausgebreitet, sondern erheben sich etwas, nähern sich übrigens im höchsten Falle bis zu einem Winkel von 45 Grad. Vgl. meine physiolog. Untersuchungen p. 65.

dem primären, d. h. den Blattstiel und Zweig miteinander verbindenden Gelenke veranlasst.

Bei unserem Versuche handelte es sich nur darum bestimmte Stücke des Blattstieles mit ihren Blättern in einen geschlossenen Raum zu bringen, in dem Dämpfe von Aether oder Chloroform verbreitet werden konnten. Man wird dieses natürlich mit verschiedenen Zusammenstellungen erreichen können und halte ich es desshalb auch nicht für nothwendig, den von mir angewandten Apparat sehr detaillirt zu beschreiben. Ich bediente mich eines parallelpipedischen Blechkastens in dem eine schmale Seite durch eine Glasplatte ersetzt, die entgegengesetzte aber mit einem Spalt versehen war, mit dem der Kasten nach Reizung der Blättchen über die zu aetherisirende Partie geschoben wurde. Natürlich mussten zuvor die sich bei der Reizung auch nach vorn bewegenden Blättchen von ein oder zwei Paaren entsprechend gestümpft werden. Der Spalt wurde dann durch Auflegen eines passenden Blechstückes und Ueberklebung aller Fugen mit Papier geschlossen. An der Stelle wo der Blattstiel hervortritt ist ein guter Schluss von Wichtigkeit, damit nicht durch austretende Aetherdämpfe die Reizbarkeit der unmittelbar angrenzenden Blätter vermindert oder vernichtet wird. An zwei entgegengesetzten Seiten befand sich je eine verschliessbare Oeffnung, durch die mit Aether getränkte Baumwolle eingeführt wurde, während die andere dazu diente, mit Hülfe eines Stiftes zu prüfen ob die Reizbarkeit der Blättchen vernichtet war, was ja die eine Seite des Apparates bildende Glasplatte zu beobachten erlaubte. Man muss mit der Anwendung des Aethers, und noch mehr des Chloroforms, etwas vorsichtig sein, damit nicht durch zu intensive Wirkung derselben das Leben der in den Apparat eingeschlossenen Theile vernichtet wird. Dieses ist bei nicht zu massenhafter Anwendung von Aether leicht zu erreichen, ja man vermag mit Leichtigkeit die Objekte bis zu 20 Minuten in einer Aetheratmosphäre zu halten, welche die Reizbarkeit im Laufe weniger Minuten aufhebt, ohne sie zu tödten. Bei einer solchen Dauer des Versuches würden aber sicherlich auch tief im Gewebe liegende Zellen unempfindlich geworden sein und da auch dann noch das früher erwähnte Resultat bezüglich der Leitung des Reizes über die aetherisirte Stelle erhalten wurde, so ist damit ein völlig schlagender Beweis gegen die Fortpflanzung des Reizes vermittelt reizbarer, im Gewebe des Blattstieles liegender Zellen geliefert.



Die Nichtexistenz reizbarer Zellen im Gewebe des Blattstieles und des Stengels folgt auch daraus, dass man diese Organe verhältnissmässig stark biegen oder quetschen kann, ohne dass selbst in unmittelbarer Nähe befindliche Gelenke von Blattstielen oder Blättchen gereizt werden.

Einer weiteren, freilich sehr unwahrscheinlichen Möglichkeit wurde einleitend Erwähnung gethan, dass nämlich bei der Reizung irgend eine Substanz zersetzt werden könnte, deren fortwandernde Zerfallsprodukte in einem anderen Gelenke Auslösung der Reizbewegung hervorzurufen im Stande wären. Diese Ansicht ist eigentlich schon dadurch widerlegt, dass, wie schon mitgetheilt wurde, eine durch selbst sehr geringes Einschnneiden in ein Blättchen verursachte Wasserbewegung den Reiz weit ausgiebiger fortpflanzt, als das durch einfache Berührung veranlasste Zusammenschlagen eines oder gleichzeitig einiger Blätter. Es ist überhaupt schon eine sehr geringe im Gefässbündel hervorgerufene Wasserbewegung im Stande eine Reizung selbst ziemlich entfernter Gelenke zu bewirken. Wird z. B. eine sehr feine Nadel in einen primären Blattstiel bis auf das Gefässbündel eingestochen, so kommt an empfindlichen Objekten das Zusammenschlagen der Blättchen und die Senkung des primären Blattstieles auch dann zu Stande, wenn das Einstechen nicht einmal das Hervortreten einer wahrnehmbaren Flüssigkeitsmenge zur Folge hatte, während eine an demselben Objekte durch einfache Berührung hervorgerufene Reizbewegung des Gelenkes des primären Blattstieles eine Reizung der Blättchengelenke nicht veranlasst. In dem Blattstiel existiren aber keine reizbaren Zellen und zudem ist der Erfolg ein gleicher, wenn man in zuvor aetherisirte Partien einsticht, eine Reizung entfernter Gelenke kann also jedenfalls nur durch eine Wasserbewegung vermittelt werden. Wenn aber eine so sehr geringe Wasserbewegung schon auf weitere Distanzen als Reiz wirkt, als dieses ein ohne Verletzung sich einkrümmendes Gelenk vermag, so entsprechen die Thatsachen doch sicherlich nicht der oben erörterten Möglichkeit, welche wir demgemäss von der Hand zu weisen haben.

Nach den vorausgegangenen Erörterungen kann keine Frage darüber sein, dass Wasserbewegung die alleinige Ursache der Fortpflanzung des Reizes ist, wie dieses Dutrochet bereits annahm, welcher auch zeigte, dass die Gefässbündel, nicht aber die übrigen Gewebe eine Reizung fortzupflanzen vermögen.<sup>1)</sup> Die

1) L. c. 1824, p. 69.

Dutrochet'schen Versuche sind am einfachsten an dem Zweig und Blattstiel verbindendem Gelenke anzustellen, das von einem centralen, kein Mark einschliessenden Gefässbündel durchzogen wird. Entfernt man das dieses Bündel umgebende Parenchymgewebe, so wird, sehr empfindliche Objekte vorausgesetzt, ein Einschneiden in den Blattstiel eine Reizung der höher oder tiefer am Zweige inserirten Gelenke bewirken, während dieses nicht der Fall ist, wenn das Gefässbündel weggenommen wurde, das Parenchym aber zurückblieb. Lässt sich nun eine gleiche Operation an den Blattstielen letzter Ordnung nicht ausführen, so kann doch keine Frage darüber sein, dass auch an diesen nur die Gefässbündel die Fortpflanzung des Reizes von Blättchen zu Blättchen vermitteln. Ein Einstechen oder Einschneiden in das Parenchym des Blattstieles veranlasst nämlich keine, eine Verletzung eines Gefässbündels eine sofortige Reizung der Blättchengelenke. Ebenso kann man in das Parenchym der Blättchen einstechen, ohne dass sich diese zusammenschlagen, was bei Verletzung des Gefässbündels sofort eintritt.<sup>1)</sup>

Die Reizung der Gelenke wird durch eine Fortbewegung von Flüssigkeit, sei es nun von Zelle zu Zelle oder innerhalb der Membranen, nicht durch eine Wasserströmung in communicirenden Röhren hervorgerufen. Letzteres und ebenso die Annahme, dass etwa durch Einströmen oder Ausströmen von Luft mit Aenderung des Druckes eine kleine Volumenverminderung des Gefässbündels eintrete, welche wie ein mechanischer Reiz wirke, muss man schon mit Rücksicht auf den anatomischen Bau des die Gelenke durchziehenden Gefässbündels von der Hand weisen. Dieses wird von einem mehrschichtigen, allseitig geschlossenen Cylinder z. Th. sehr dickwandiger, nicht luftführender und nicht communicirender Bastzellen umgeben, welcher jedenfalls eine ins Gewicht fallende Volumenänderung des Gefässbündels in Folge von Differenzen des hydrostatischen oder aerostatischen Druckes in den Gefässen nicht gestattet und zudem sind die Elementarorgane des Holzkörpers so stark verholzt, dass zu beachtende Dimensionsänderungen bei den überhaupt in Betracht zu ziehenden Druckkräften nicht wohl möglich sind.

Eine Fortpflanzung des Reizes kommt aber auch unter Verhältnissen zu Stande, wo eine Communication durch offene Röhren

1) Vergl. Bert, *Récherches sur les mouvements de la sensitive*, Mémoires de la société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux 1866, p. 18 des Separatabdruckes.

überhaupt nicht existirt. So ruft Einschnelden in einen Blattstiel an sehr empfindlichen Objekten eine Reizung in den Gelenken opponirt stehender Blattstiele hervor, obgleich die Xylemtheile der aus dem Zweig in die Blattstiele ausbiegenden Gefässbündel in keiner Weise in Verbindung stehen. Eine solche ist, wie dieses namentlich an jugendlichen Zweigen auffällt, nur durch den aus Bastzellen gebildeten allseitig geschlossenen Gewebecylinder gebildet, in dem also nicht nur eine longitudinale, sondern auch eine seitliche Wasserbewegung und zwar in allseitig geschlossenen, saftführenden Zellen stattfindet.

Meine Beobachtungen haben also einfach die bis dahin zwar allgemein angenommene, aber nicht streng erwiesene Ansicht sicher gestellt, dass die Fortpflanzung des Reizes allein auf einer durch das Gefässbündel vermittelten Wasserbewegung beruht. Damit ist aber auch die früher von mir offen gelassene Frage<sup>1)</sup>, ob bei der Reizbewegung ein gewisses Flüssigkeitsquantum in das Gefässbündel tritt, endgültig im positiven Sinne entschieden. Freilich wird von dem aus den reizbaren Zellen abgegebenen Wasser nur ein kleiner Theil in das Gefässbündel aufgenommen, ein offenbar grösserer Theil bewegt sich in das dem Gefässbündel angrenzende Parenchym. Dass aber faktisch die zur Fortpflanzung des Reizes nothwendige Wasserbewegung auf einem Eintritt von Flüssigkeit in das Gefässbündel beruht, nicht etwa durch eine einfache Beugung dieses, wie sie die Reizbewegung mit sich bringt, hervorgerufen wird, zeigt der Umstand, dass man von ihrem Parenchym befreite oder aetherisirte Gelenke, z. B. der Blättchen lebhaft hin und her biegen kann, ohne eine Reizbewegung benachbarter Polster zu veranlassen.

Ob das Wasser innerhalb der Membran, was wahrscheinlicher scheint, oder von einer zur anderen Zelle sich fortbewegt, dieses wird nur durch eingehende Untersuchung über die Wasserbewegung in der Pflanze überhaupt zu lösen sein. Wie dem aber auch sei, jedenfalls reicht schon eine geringe Störung in der Wasservertheilung aus, um in den reizbaren Parenchymzellen wie ein mechanischer Reiz zu wirken. Es genügt, dass dieses nur in dem Gefässbündel unmittelbar angrenzenden Zellen geschieht, da ja deren Reizung die aller übrigen des Gelenkes zur Folge hat. Zunächst ist also aus unseren Versuchen nur zu folgern, dass eine Störung des

---

1) *Physiolog. Untersuchungen* 1873, p. 46.

Gleichgewichts in der Wasservertheilung des Gefässbündels sich auf jene innersten Zelllagen in genügendem Maasse fortpflanzt um deren Reizbewegung auszulösen. Dieses geschieht bei den auf eine Verletzung des Gefässbündels hinauslaufenden Experimenten durch eine Wasserentziehung, durch eine Zufuhr von Flüssigkeit hingegen, wenn eine durch einfache Berührung hervorgerufene Reizbewegung eines Gelenkes die Reizung anderer Polster nach sich zieht. Für oder gegen die Reizbarkeit des Protoplasmas ist aus der Art und Weise der Reizfortpflanzung kein Schluss zu ziehen, da einmal eine jede Veränderung des Wassergehaltes der Membran an dem Zellinhalt nicht gleichgültig vorübergeht und zudem der Primordialschlauch der Zellwandung ja so innig angeschmiegt ist, dass er bei einer Gleichgewichtsstörung in der Wasservertheilung schliesslich so gut wie irgend eine Wandungsschicht in Betracht kommen wird.

Die Fähigkeit, sowie auch die Ausgiebigkeit der Reizfortpflanzung ist, wie auch schon Sachs<sup>1)</sup> auseinander gesetzt hat, von dem Wasserreichthum des Gefässbündels und von der Reizbarkeit des Gelenkes abhängig, welche letztere ja von verschiedenen äusseren Verhältnissen beeinflusst wird, übrigens auch mit dem Wassergehalt der Pflanze steigt und fällt. Hieraus ist es leicht begreiflich, dass bei einer gewissen Wasserarmuth das Einschneiden in die Gefässbündel von *Mimosa* eine Reizung, auch der in der Nähe inserirten Gelenke nicht herbeiführt, wenn keine Flüssigkeit aus der Schnittwunde hervorquillt und dass unter solchen Verhältnissen die Fähigkeit der Reizfortpflanzung überhaupt auf ein Minimum reducirt oder ganz aufgehoben ist.<sup>2)</sup>

Das Einschneiden, selbst in das den Gelenken unmittelbar benachbarte Parenchym ruft keine Reizung, weder der Blattstiel, noch der Blättchenpolster hervor. Man kann sogar in die obere, also nicht empfindliche Hälfte des Blattstiel und Zweige verbindenden Gelenkes einschneiden, ohne dass eine Reizung erfolgt, auch dann nicht, wenn, wie nachherige Untersuchung zeigte, der Schnitt bis in die Nähe des Gefässbündels in Gewebe eingedrungen war, dessen Intercellularräume im ganzen Gelenke communiciren.<sup>3)</sup>

---

1) Experimentalphysiologie p. 482.

2) Vergl. Sachs l. c., p. 482. Meyen, Physiologie III, p. 518.

3) Ruft man nach dem Einschneiden Reizbewegung hervor, so tritt dann fast immer Flüssigkeit aus dem Einschnitt hervor. Vergl. übrigens meine Untersuchungen über Reizbarkeit p. 11 u. 32 ff.

Das Experiment gelang an selbst recht empfindlichen Pflanzen in den meisten Fällen und wenn äusserst empfindliche Objekte bei tieferem Einschnneiden häufig gereizt wurden, so darf man doch nicht vergessen, wie geringe Anstösse ausreichen, um an solchen die Reizbewegung auszulösen.

Aus unseren Versuchen geht hervor, dass die in den communicirenden Intercellularräumen des Gelenkes und des Parenchyms eingeschlossenen Gase entweder nicht unter einem bemerkenswerthen Druck stehen oder dass die Aufhebung des vorhandenen Druckes, welche sich ja auch auf die reizbare Zellen umgebende, communicirende Intercellularräume erstreckt, keine Reizung hervorzurufen vermag. Voraussichtlich ist der Gasdruck in den Zwischenzellräumen nicht erheblich, selbst ansehnliche Druckänderungen aber wirken nachweislich nicht als Reiz. Eine innerhalb 2 Secunden erzielte Verdünnung der Luft auf 120 Millimeter Quecksilberdruck influirte auf eine recht empfindliche Mimosa gar nicht, auch hat Kabsch<sup>1)</sup> bereits gefunden, dass erst bei einem Evacuiren des Rezipienten bis auf etwa 15 Millim. Druck plötzlich eine Senkung der Blattstiele und ein Zusammenschlagen der Blättchen erfolgt.<sup>2)</sup> Ferner zeigen unsere Versuche auch, dass in dem nicht reizbaren Parenchymgewebe eine sehr lebhafte Wasserbewegung weder innerhalb der Wandungen, noch von Zelle zu Zelle stattfindet, denn wenn dieses der Fall wäre, würde ein Einschnneiden in die unempfindliche Gelenkhälfte sicher als Reiz gewirkt haben.

Nach den vorausgegangenen Erörterungen wird es nun auch gar nicht auffallend sein, dass bei einer Reizbewegung Flüssigkeit in die Intercellularräume des dem Gelenke angrenzenden Parenchyms treten kann, dadurch aber keine Reizung eines anderen Gelenkes hervorgerufen wird. Eine irgend nennenswerthe Compression der in den Zwischenzellräumen eingeschlossenen Luft kommt hierbei gar nicht zu Stande, denn wenn auch die aus dem Gelenke hervordringende Flüssigkeit etwas Luft aus einigen Intercellularräumen verdrängt, so ist doch das gesammte Volumen dieser, gegenüber der verdrängten Gasmenge zu erheblich gross.<sup>3)</sup> Es könnte jedenfalls nur die durch Luftverdrängung hervorgerufene Gasströmung

---

1) Botan. Zeitung 1862, p. 345.

2) An recht empfindlichen Objekten verursacht aber das Uebertragen aus einer dampfgesättigten Atmosphäre in eine an Wasserdampf ärmere Luft häufig eine Reizung.

3) Vgl. meine physiolog. Untersuchungen p. 44.

sein, welche eine Auslösung der Reizbewegung in benachbarten Gelenken veranlasst, und für die Blättchen ist es, durch direkte Versuche wenigstens, nicht festzustellen, ob das Parenchym bei der Reizfortpflanzung ganz und gar unbetheiligt ist. Sicher ist nur, dass die Wasserbewegung im Gefässbündel für sich allein schon im Stande ist die Fortpflanzung des Reizes von einem zum anderen Gelenke zu bewirken und da man auch neben den Gelenken der Blättchen in das Parenchym des Blattstieles einschneiden kann, ohne eine Reaktion hervorzurufen, so darf man es füglich als gewiss ansehen, dass das Parenchym auch hier bei der Reizleitung in keiner Weise mitwirkt.

Die Fähigkeit einen Reiz fortzupflanzen kommt übrigens keineswegs allen sensitiven Pflanzen zu. Sowohl bei *Berberis*, als bei den *Cynareen* zieht die Reizung eines Filamentes nie die eines anderen nach sich, ja man kann bei beiden Pflanzen die Blütenachse, respective die Corollenröhre dicht an der Insertion der Staubfäden und ebenso die Antheren vollkommen durchschneiden, ohne eine Reizbewegung hervorzurufen, während eine solche auch dann noch auf eine Berührung sogleich erfolgt. In gleicher Weise verhalten sich die Narben von *Mimulus*, welche man jede für sich vollkommen abtrennen kann, ohne dass Reizung erfolgt, welche auf Berührung der Stigmata sofort eintritt. Bei allen diesen Objekten, von denen namentlich die beiden erstgenannten in so hohem Maasse reizbar sind, tritt aus den durchschnittenen Gefässbündeln niemals eine sichtbare Flüssigkeitsmenge hervor und hierin ist es offenbar begründet, dass die Verletzung des Bündels keine Reaktion hervorruft. Entweder sind nun die Gefässbündel unserer Objekte unfähig eine Gleichgewichtsstörung in der Wasservertheilung mit genügender Schnelligkeit fortzupflanzen oder sie erreichen niemals die Wasserfülle, welche es ermöglicht, dass bei Verletzung eine genügend rapide Wasserströmung eintritt, und endlich könnte es ja auch möglich sein, dass in den Staubfäden von *Berberis* und von *Cynareen*, sowie in den Narben von *Mimulus* ein Flüssigkeitsaustausch zwischen den Elementarorganen des Gefässbündels <sup>1)</sup> und den angrenzenden reizbaren Zellen nicht schnell genug stattfindet, um eine Reizung hervorzurufen. Eine Entscheidung über diese Fragen wird erst eine genauere Kenntniss der Wasserbewegung

---

1) Möglich übrigens, dass bei *Cynareen* Elementarorgane des Gefässbündels selbst reizbar sind. Siehe meine *physiol. Untersuchungen* p. 112.

in der Pflanze ermöglichen, bei deren Erforschung die genannten Objekte und die reizbaren Pflanzen überhaupt vielleicht von Bedeutung werden können. In wie weit bei anderen sensitiven Pflanzen als bei *Mimosa pudica* eine Fortpflanzung des Reizes vorkommt, kann ich nicht sagen. Bei *Oxalis Acetosella* verbreitet sich eine Reizung nicht auf andere Gelenke und ein Zerschneiden der Blattgefäßbündel ruft keine Reaktion in dem benachbarten Bewegungspolster hervor.<sup>1)</sup> Unsere Pflanze ist indess zu wenig empfindlich, um durch leichte Gleichgewichtsstörungen in der Wasservertheilung gereizt zu werden, wie sich aber das sehr reizbare *Biophytum sensitivum* verhält, kann ich augenblicklich nicht untersuchen.

Die Fortpflanzung des Reizes auf die Gelenke der Blättchen, sowie der primären und secundären Blattstiele findet bei Einschnitten in ein Endblättchen nicht jedesmal in derselben Reihenfolge statt, da z. B. die Saftfülle und die Intensität der Verletzung auf die Succession influiren. Daraus erklärt es sich leicht, warum die Angaben verschiedener Autoren nicht übereinstimmend lauten,<sup>2)</sup> doch hat Meyen<sup>3)</sup> bereits darauf aufmerksam gemacht, dass die Verbreitung des Reizes nicht jedesmal in derselben Weise geschieht. Wird ein Endblättchen mit einer Scheere zerschnitten, so schlagen sich die Blättchen desselben Fiederstrahles fast immer in basipetaler Reihenfolge zusammen, dann folgt häufig Senkung des primären Blattstieles und nun beginnen die Blättchen entweder des nächst tieferen oder des opponirten Fiederstrahles oder beider gleichzeitig sich in basifugaler Reihenfolge zusammenzulegen. Mittlerweile oder gleich darauf erfolgt auch, wenn überhaupt, die in gleichsinniger Weise fortschreitende Reizbewegung der Blättchen des noch übrigen der vier Fiederstrahlen desselben zusammengesetzten Blattes. Die Auslösung der Reizbewegung in den Gelenken der secundären Blattstiele geschieht entweder vor dem Zusammenlegen der Blättchen des letztgenannten Fiederstrahles oder unmittelbar nachher. Von der oben mitgetheilten Reihenfolge kommen indess vielfache Abweichungen vor, welche näher mitzutheilen kein Interesse haben würde. So ist es beispielsweise nicht selten, dass vor Reizung des Gelenkes des primären Blattstieles sich die Blättchen zweier

1) Pfeffer, *physiol. Untersuchungen* p. 78.

2) Vgl. z. B. Bert, *Réch. sur le mouvement d. l. sensitive* in *Mém. d. l'Acad. d. sc. phys. et natur. d. Bordeaux* 1870, Bd. VII., p. 44 d. Separatabdruckes. — Dutrochet, l. c., 1837, p. 273.

3) *Pflanzenphysiologie* Bd. III, p. 523.

Fiederstrahlen ganz oder theilweise zusammengelagt haben, nämlich an dem secundären Blattstiel, welcher auf derselben Seite, aber unterhalb des zuerst gereizten Fiederstrahles steht und an dem, welcher letzterem genau opponirt ist. Solche und andere Unregelmässigkeiten wurden übrigens selbst an gleichalterigen Blättern derselben Pflanze beobachtet. Zerschneidet man die secundären Blattstiele selbst, so kann die Reihenfolge der Reizung in der oben beschriebenen Weise vor sich gehen, nicht selten erfolgt aber eine Senkung des primären Blattstieles ehe sich sämtliche Blättchen des durchschnittenen Fiederstrahles zusammenlegten, was dann weiterhin in gewöhnlicher Weise geschieht.

An beleuchteten Mimosen werden die tiefer und höher am Zweige inserirten Blätter häufig nicht gereizt, auch wenn der primäre Blattstiel dicht an dem Gelenke durchschnitten wird und ein ansehnlicher Flüssigkeitstropfen aus der Wunde hervordringt. Ein solches Resultat erhielt ich z. B. mit sehr safterfüllten Pflanzen, welche in einem Gewächshaus an hellem diffusen Licht und bei verschiedenen Versuchen in einer zwischen 27 und 36 C. liegenden Temperatur gehalten worden waren, und in gleicher Weise auch mit Mimosen, welche bereits einen vollen Tag unter einer feuchten Glocke gestanden hatten. Dahingegen wurde an Pflanzen, welche einige Zeit bei mässiger Beleuchtung oder im Dunklen gehalten worden waren, eine Verbreitung des Reizes auf Blätter desselben, günstigen Falles sogar auf Blätter eines anderen Zweiges beobachtet, wenn ein Blattstiel durchschnitten wurde, ja die Verletzung eines einzelnen Blättchens kann wohl schon die Fortpflanzung des Reizes auf andere Blätter zur Folge haben. Entweder werden höher und tiefer stehende Blätter in Mitleidenschaft gezogen, oder, wenn die Reizfortpflanzung weniger energisch ist, werden nur die tiefer am Zweige inserirten Blätter gereizt, niemals wurde aber der umgekehrte Fall, also eine alleinige Reizung der zwischen dem verletzten Blatte und der Zweigspitze befindlichen Blätter beobachtet. Eine Reizung kann sich bei diesen Versuchen auf eine Senkung des primären Blattstieles beschränken oder auch ein basifugales Zusammenfallen der Blättchen, sowie eine Reizbewegung der Gelenke der secundären Blattstiele hervorrufen. Ein Einschneiden in die Gefässbündel der Zweige hat an genügend beleuchteten, übrigens sehr reizbaren Pflanzen, gewöhnlich nur eine Reizung der höher am Zweige stehenden Blätter zur Folge, die tiefer stehenden können sogar ungereizt bleiben, wenn der ganze Zweig durch-



schnitten wird und ein grosser Flüssigkeitstropfen aus der Schnittfläche hervorquillt. Waren aber die Pflanzen einige Zeit schwach beleuchtet oder dem Lichte ganz entzogen, dann werden beim Einschneiden in den Stengel auch tiefer stehende Blätter, unter Umständen überhaupt alle Blätter einer mehrfach verzweigten Mimosa gereizt.

Mit Verminderung der Beleuchtung nimmt, wie schon Brücke bemerkte, die Empfindlichkeit der Gelenke von Mimosa zu und wahrscheinlich steigt gleichzeitig der hydrostatische Druck in den reizbaren, ja wohl in allen lebenden Zellen.<sup>1)</sup> In wie weit die durch eine Verletzung in den Gefässbündeln hervorgerufene Wasserbewegung mit Zunahme des hydrostatischen Druckes wächst, lässt sich zur Zeit nicht beurtheilen, die thatsächlich vermehrte Empfindlichkeit der Gelenke vermag aber allein schon zu erklären, wie in stärker und schwächer beleuchteten Pflanzen der Reiz in ungleicher Weise fortgepflanzt werden kann.

Bei Einschneiden oder Durchschneiden eines Stengels werden die Gefässbündel des abgetrennten Zweigstückes eine verhältnissmässig grössere Verringerung ihres Wassergehaltes erfahren, als die des mit der Pflanze in Verbindung bleibenden Stengelstückes. In diesem wird bei safterfüllten Mimosen, welche ja allein für uns in Betracht kommen, sich ein Wasserstrom durch eine vis a tergo getrieben zu der verletzten Stelle bewegen und aus diesem Grunde wird die wirkliche Verminderung des Wassergehaltes in dem Gefässbündel einmal geringer sein und zudem allmällicher eintreten, als in dem abgeschnittenen Zweigstücke, in dem Ersatz für die austretende Flüssigkeit nicht geliefert wird. Ferner ist der Wasserstrom, indem er gleichsam eine Stauung bewirkt, ein Hemmniss für den Uebertritt von Flüssigkeit aus den in die Gelenke unter spitzem Winkel abbiegenden Gefässbündeln in die Fibrovasalstränge des Stengels<sup>2)</sup>, also eine Ursache, dass im Gelenke selbst, sowohl Wasserströmung, als auch Störung des Gleichgewichtes in der Wasservertheilung jedenfalls erheblich vermindert wird, während in den abgeschnittenen Zweigstücken dem Austritt von Flüssigkeit aus den Gefässbündeln der Gelenke kein Hinderniss im Wege steht. Die grössere und schneller eintretende Gleichgewichtsstörung ist es offenbar, die in den abgeschnittenen Zweigstücken eine Aus-

1) Vgl. Pfeffer *physiol. Untersuchungen* p. 145 u. 153.

2) Bezüglich des Verlaufes der Gefässbündel siehe Millardet, *Nouvelles recherches sur la périodicité d. l. tension* 1869, p. 8.

lösung der Reizbewegungen an solchen Gelenken zu veranlassen vermag, die erst bei höchster Reizbarkeit auf die geringere Wasserentziehung reagiren, welche in den Gelenken des decapitirten, aber mit der Pflanze in Verbindung gebliebenen Zweigstückes zu Stande kommt. Die Verbreitung der Reizung beim Einschnelden in Zweige findet hiermit ihre befriedigende Erklärung.

Der Wasserbewegung in dem decapitirten, mit der Pflanze in Verbindung bleibenden Zweigstück, entspricht auch die Wasserbewegung, welche Durchschneiden eines Blattstieles oder Gelenkes hervorruft, durch welche Operation an stark beleuchteten Pflanzen häufig gar keine, an in diffusem Licht oder im Dunklen gehaltenen empfindlichen Mimosen aber entweder nur die tiefer oder meist gleichzeitig die höher stehenden Blätter gereizt werden. Diese Thatsachen stimmen also völlig damit überein, dass von auf solchem Wege zu Stande kommenden Störungen in der Wasservertheilung nur im höchsten Grade empfindliche Gelenke gereizt werden können. Die Richtigkeit unserer Auffassung geht aber daraus hervor, dass nach mässiger Verminderung der Reizbarkeit durch eine nicht einmal ansehnliche Temperaturveränderung dieselbe Pflanze, die zuvor bei Durchschneiden eines Blattstieles höher und tiefer stehende Blattstiele senkte, jetzt gar keine Fortpflanzung des Reizes zeigt, welche indess nach entsprechender Temperaturerhöhung wieder zu constatiren ist. Beim Durchschneiden der Zweige unterbleibt, wenn die Empfindlichkeit durch Temperaturerniedrigung nur etwas verringert ist, zunächst die Reizung der am stehenbleibenden Zweigstücke inserirten Blätter, bei noch weiterem Herabdrücken der Empfindlichkeit reagiren aber auch die am abgetrennten Stengel sitzenden Blätter nicht mehr. Als ein weiteres Argument für unsere Auffassung kann wohl auch angeführt werden, dass, wenn das Durchschneiden eines Blattstieles oder Zweiges die tiefer stehenden Blätter nicht zu reizen vermochte, ein unterhalb dieser angebrachter Schnitt deren Reizung in gewöhnlicher Weise hervorruft.

Wie unsere Versuche zeigen kann es vorkommen, dass bei Einschnelden in den Stengel nur die höher stehenden, bei Durchschneiden des Blattstieles hingegen nur die tiefer am Zweige inserirten Blätter gereizt werden, dass also das einmal die Fortpflanzung des Reizes in basifugaler, das anderemal in basipetaler Richtung am ausgiebigsten war. Widersprüche bezüglich der bevorzugten Fortpflanzung des Reizes in einer bestimmten Stengel-

richtung finden, theilweise wenigstens, in Obigem ihre Erklärung. Uebrigens hat Meyen<sup>1)</sup> bereits bemerkt, dass bei Verletzung eines Blattes die tiefer stehenden Blätter schneller gereizt wurden. Auch gibt Bert<sup>2)</sup> in seiner früheren Arbeit an, dass nach Durchschneidung eines Blattstieles nur in den Gelenken der tiefer, nicht der höher inserirten Blätter eine Auslösung der Reizbewegung eintrat. Später behauptet unser Autor<sup>3)</sup> aber unrichtigerweise eine bevorzugte Fortpflanzung des Reizes in basifugaler Richtung.

Macht man in Zweige von *Mimosa* einseitig einen wenig tief gehenden, nur einzelne Gefässbündel verletzenden Einschnitt, so werden bei an hellem Licht gehaltenen Pflanzen sehr gewöhnlich nur die geradlinigt über der verletzten Stelle inserirten Blätter gereizt, die auf entgegengesetzter Stengelseite eingefügten Blätter aber zeigen keine Reaktion. An sehr empfindlichen, in diffusem Licht gehaltenen Pflanzen hingegen kommt fast immer eine ohne Ueberspringen eines Blattes fortschreitende Senkung der Blattstiele zu Stande. Dieses Verhalten erklärt sich daraus, dass, wie auch schon Dutrochet<sup>4)</sup> bemerkte, die Wasserbewegung im Stengel am besten in geradliniger Richtung fortgepflanzt wird. Deshalb ist die Wasserentziehung in dem Gefässbündel der Gelenke, welche an der nicht eingeschnittenen Hälfte des Stengelcyinders inserirt sind, unzureichend, um in nicht sehr empfindlichen Polstern die Reizbewegung auszulösen. Auf gleichen Ursachen beruht es, dass beim Durchschneiden eines Blattstieles zuweilen nur die geradlinigt unterhalb desselben stehenden Blätter gereizt werden. Dass übrigens nicht allein die vollkommen genau, sondern auch die etwas seitlich oberhalb oder unterhalb des Einschnittes oder der verletzten Blattstiele inserirten Blätter gereizt werden, folgt schon aus dem anatomischen Bau des Stengels. Die Gefässbündel durchziehen die Zweige in gerader Richtung, da aber in jedes Blatt drei Bündel ausbiegen, so ist von vornherein anzunehmen, dass z. B. beim Durchschneiden des Blattstieles ein jedes tiefer stehende Blatt gereizt wird, welches ein Gefässbündel erhält, das mit einem der von dem verletzten Blatt herabkommenden Blattspurstämme in Verbindung steht, die sich um etwa ein Drittel der Stengelperipherie von einander entfernen können.

1) Pflanzenphysiologie, Bd. III., p. 525.

2) Réch. sur le mouvement d. l. sensitive in Mémoir. d. l'Acad. d. Bordeaux. 1866, p. 19 d. Separatabdruckes.

3) Bert, Ebend. 1870, p. 45 d. Separatabdruckes.

4) L. c., 1824, p. 81.

In jugendlicheren Zweigen von *Mimosa* ist der Holztheil der Gefässbündel durch breite Markstrahlen vollkommen getrennt und wo ein gegenseitiger Zusammenhang durch Blattspuretränge ausgeschlossen ist, muss sich das Wasser, um zu den Gefässbündeln, der auf entgegengesetzter Seite stehenden Blätter zu gelangen in dem geschlossenen mehrschichtigen Cylinder von Bastzellen bewegen. Da eine offene Communication unter diesen, mit lebenden Inhalt erfüllten Zellen nicht besteht, so kann hier, wie ich schon früher bemerkte, die Uebertragung dieses Reizes nur durch Fortbewegung von Flüssigkeit innerhalb der Membranen oder von Zelle zu Zelle stattfinden.

Es ist schon mitgetheilt worden, dass bei Einschneiden in ein Endblättchen sehr reizbarer Mimosen die Blättchen sich in basipetaler Folge zusammenlegen und nun entweder zunächst Senkung der primären Blattstiele oder Reizung der Blättchen anderer Fiederstrahlen erfolgt. Wird hingegen die Spitze eines secundären Blattstieles abgeschnitten, so ist es eine ziemlich häufige Erscheinung, dass sehr bald nachher und noch ehe sämtliche Blättchen an dem verletzten Fiederstrahle sich zusammenlegten, Auslösung der Reizbewegung in dem primären Blattstiel und Zweig verbindenden Gelenke stattfindet. Aus der Schnittfläche des secundären Blattstieles tritt in gleicher Zeit ein wesentlich grösseres Flüssigkeitsquantum, als aus den Gefässbündeln eines durchschnittenen Blattes; in den Gefässbündeln der Blattstiele wird in ersterem Falle also eine rapidere Wasserbewegung hervorgerufen, die das namhaft gemachte verschiedene Verhalten erklärlich macht, wenn wir das berücksichtigen, was schon vorhin über die Fortpflanzung des Reizes in Zweigen, bei Durchschneidung dieser oder eines Blattstieles, auseinandergesetzt wurde. Die rapidere Wasserbewegung in den Fibrovasalsträngen des Blattstieles wird den Austritt von Flüssigkeit aus den unter etwas spitzem Winkel in die Blättchengelenke abbiegenden Gefässbündeln hindern, indem in diesen gewissermassen eine Stauung der Flüssigkeit zu Stande kommt, wofür die Ursache mit nachlassender Intensität der Wasserströmung verschwindet. Ist aber, wie beim Einschneiden in ein Blättchen, die Wasserbewegung von vornherein eine minder stürmische, so fällt jene Stauung weg und die Störung des Gleichgewichtes in der Wasservertheilung wird sich sogleich auch in den zu den Blättchen gehenden Gefässbündeln geltend machen und Reizung der Blättchengelenke bewirken.

In den oben geltend gemachten Verhältnissen findet auch die verschiedene Fortpflanzung des Reizes auf die Blättchen nicht verletzter Fiederstrahlen desselben Blattes ihre Erklärung, indem ja die Gefässbündel der secundären Blattstiele gleichfalls in mehr oder weniger spitzem Winkel zusammentreffen. Natürlich lässt sich der ungleiche Modus der Reizfortpflanzung nur so weit auf Intensität der Wasserbewegung zurückführen, als nachweislich Abhängigkeit von geringerer oder stärkerer Verletzung der Gefässbündel besteht und es ist wohl zu beachten, dass auch andere Ursachen im Spiele sein können. Von verschiedenen Umständen, welche möglicherweise bei der Uebertragung des Reizes mitspielen können, will ich hier allein nochmals die spezifische Reizbarkeit der Gelenke hervorheben. Diese erklärt es, dass z. B. bei Einschneiden in ein Endblättchen zuweilen ein einzelnes Blatt oder Blattpaar zunächst übersprungen und erst gereizt wird, wenn bereits ein oder einige tiefer stehende Blattpaare sich zusammengelegt haben. Ebenso ist die thatsächlich geringere, oft sehr geringe Empfindlichkeit der Gelenke der secundären Blattstiele die Veranlassung, dass bei Verletzung dieser das zugehörige Gelenk fast immer erst eine Reizbewegung ausführt, wenn bereits der primäre Blattstiel sich senkte oder die Blättchen anderer Fiederstrahlen sich zusammenlegten, obgleich doch durch das Gefässbündel des fraglichen Gelenkes die einzige Verbindung eines Fiederstrahles mit den Fibrovasalsträngen des primären Blattstieles und somit auch der anderen secundären Blattstiele hergestellt ist.

Ein der bevorzugten Fortpflanzung des Reizes in der Längsrichtung der Zweige entsprechendes Verhalten ist auch an den Blättern zu constatiren. Der primäre Blattstiel wird von 3 Gefässbündeln durchzogen, von denen das mächtigste nach der Unterseite des Blattstieles, aber median liegt, während die kleineren Bündel in den Rändern der Rinne verlaufen, welche die Oberseite des Blattstieles aufzuweisen hat.<sup>1)</sup> Schneidet man in eines dieser kleineren Gefässbündel, so erfolgt zunächst die Reizung der Blättchen an dem auf derselben Seite des primären Blattstieles stehenden unteren, dann an dem oberen Fiederstrahl. Nachher oder mittlerweile beginnt dann das Zusammenfallen der Blättchen an den opponirten secundären Blattstielen, doch kommt an diesen bei minder empfindlichen Objecten gar keine Reizung zu Stande.

1) Vgl. Millardet, *Nouv. Réch. sur la périodicité d. l. tension* 1869, p. 8.

Zwar anastomosiren die drei Gefässbündel des primären Blattstieles miteinander, ehe sie in die secundären Blattstiele treten, doch ist nach dem Resultate des oben angestellten Experimentes anzunehmen, dass die Elementarorgane eines jeden der beiden kleineren Gefässbündel ausschliesslich oder hauptsächlich in die Fiederstrahlen einbiegen, welche auf derselben Seite des primären Blattstieles stehen. Die in Längsrichtung der Elementarorgane bevorzugte Wasserbewegung erklärt dann das Ergebniss unseres Versuches.

Schnelligkeit und Ausdehnung der Fortpflanzung des Reizes sind, wie aus unseren Versuchen hervorgeht, von verschiedenen Umständen abhängig, unter denen die Grösse der Verletzung, respective die hierdurch hervorgerufene Intensität der Wasserströmung eine wesentliche Rolle spielt. So dauerte es z. B. bei Einschnelden in ein Endblättchen etwa 20 Secunden ehe der primäre Blattstiel sich senkte, während dieses an Blättern derselben Pflanze nach 3 bis 4 Secunden geschah, wenn die Spitze der secundären Blattstiele abgeschnitten wurde. Weil dieses nicht berücksichtigt wurde, sind die Ergebnisse der Versuche Dutrochet's<sup>1)</sup> und Bert's<sup>2)</sup> nicht unter sich vergleichbar und gelten überhaupt nur für den bestimmten Modus der Versuchsanstellung. Es gilt dieses auch für die Angaben über bevorzugte Fortpflanzung des Reizes in einer bestimmten Richtung.<sup>3)</sup> Haben wir doch erfahren, dass beim Einschnelden in einen Stengel die nach dem Gipfel zu stehenden, beim Durchschneiden eines Blattstieles umgekehrt die tiefer am Zweige inserirten Blätter leichter gereizt werden. Ebenso ist es aber auch für die Fortpflanzung eines Reizes auf die Blättchen von Bedeutung, ob etwa der Blattstiel durchschnitten oder ob ein Endblättchen verletzt wird und bei Reizung eines Gelenkes durch einfache Berührung können wieder besondere Verhältnisse bezüglich der Reizfortpflanzung in Betracht zu ziehen sein.

1) Dutrochet, (l. c., p. 80) fand bei Brennen der Endblättchen am Blatte eine Fortpflanzung des Reizes auf 8 bis 15 Mm. in der Secunde, an Zweigen nur von 2 bis 3 Mm.

2) Bert, l. c. (1870), p. 47 erhielt in seinen Versuchen eine Fortpflanzung des Reizes im Blatte von 2 bis 5 Mm. in der Secunde.

3) In diesem Punkte sind die Angaben der Autoren, wie auch leicht begreiflich, widersprechend. Nach Dutrochet (l. c., p. 79) wird ein Reiz im Blatte aufwärts und abwärts gleich schnell fortgepflanzt, nach Bert (l. c. 1866, p. 19) hingegen findet Reizleitung in absteigender Richtung mit grösserer Schnelligkeit statt. Bezüglich der Fortpflanzung des Reizes in den Zweigen wurden schon früher differente Ansichten der Autoren mitgetheilt.

Nur Hand in Hand mit einem genaueren Studium über die Wasserbewegung in dem Holzkörper der Pflanzen überhaupt, wird man die auf Wasserbewegung beruhenden, bei der Reizfortpflanzung in Betracht kommenden Verhältnisse richtig beurtheilen können, die Sinnpflanze selbst aber wird ein werthvolles Versuchsobjekt bei der Erforschung der Wasserbewegung sein. Auf diese einer strengen Durcharbeitung bedürftigen Frage hier einzugehen, lag nicht im Plane dieser Untersuchungen, die folglich auch nicht solche die Reizfortpflanzung betreffende Punkte berücksichtigen können, welche eine nähere Kenntniss der Art und Weise der Bewegung des Wassers erfordern. Hierher gehört auch noch die Abhängigkeit der Reizleitung von der Temperatur, durch welche die Schnelligkeit der Fortpflanzung nach Dutrochet<sup>1)</sup> nicht, nach Meyen<sup>2)</sup> hingegen erheblich beeinflusst werden soll. Jedenfalls hat hier Dutrochet nicht vollkommen Recht, denn selbst angenommen, dass die Wasserbewegung sich nicht mit Erniedrigung der Temperatur verlangsamt, wird doch die Empfindlichkeit des Gelenkes herabgestimmt und eine Reizbewegung muss etwas später erfolgen, weil sie erst durch eine ansehnlichere Störung des Gleichgewichtes ausgelöst werden kann. Zu den noch offenen und nicht so ganz einfachen Fragen gehört es auch zu entscheiden, ob und in wie weit die Fortpflanzung des Reizes in den Blättern schneller von Statten geht, als in den Zweigen. Es scheint allerdings plausibel, dass sich, unter bestimmten Bedingungen wenigstens, die Schnelligkeit der Reizleitung in den Zweigen vermindert, weil, wie schon Dutrochet<sup>3)</sup> hervorhob, der Querschnitt der Gefässbündel in den Stengel grösser, als in den Blattstielen ist.

---

1) L. c., 1824, p. 78.

2) Physiologie III, p. 526.

3) L. c., 1824, p. 78.

# Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen.

Von

Dr. Hermann Vöchting.

---

## Einleitung.

In den nachfolgenden Blättern gebe ich die Resultate einer Reihe von Untersuchungen, welche ich im Verlaufe längerer Zeit an Arten aus der Cacteen-Gruppe der Rhipsalideen ausgeführt habe. Dieselben wurden begonnen im Jahre 1869; doch gelang es mir damals noch nicht, den verwickelten Bau der Stammspitze klar zu legen. Durch anderweitige Untersuchungen und verschiedene Umstände in meinem Leben unterbrochen, konnte ich die Arbeit nicht eher als im Winter 1871—1872 wieder aufnehmen; in dieser Zeit aber habe ich dieselbe unablässig verfolgt und, soweit es die wichtigsten Resultate anlangt, zu Ende geführt.

Die ursprüngliche Aufgabe bestand in der Untersuchung der Stammspitze genannter Pflanzen, in der Feststellung des morphologischen Verhältnisses der bei ihnen vorhandenen Rindenstränge zu den Gefässbündeln des normalen dicotylen Kreises. Erst später, bei Untersuchung der eigenthümlich gebauten Epidermis, ergab sich die innige Beziehung des anatomischen Baues der letzteren zu der jeweiligen morphologischen Form resp. systematischen Stellung der einzelnen Arten. Durch genauere Verfolgung dieses Verhältnisses, wie der



feineren anatomischen Unterschiede der Arten überhaupt, dehnte sich die Arbeit um ein Beträchtliches aus. — Zuletzt wurde noch die Untersuchung der Achselsprossbildungen, der exogen und endogen angelegten, hinzugezogen, und damit die Arbeit vorläufig abgeschlossen. — Der zahlreichen Lücken, die in derselben sich vorfinden, bin ich mir klar bewusst; sie beruhen zum grössern Theile auf der Schwierigkeit, mit welcher zur Untersuchung geeignetes Material von den im Ganzen seltenen Pflanzen nach meiner etwas abgelegenen Vaterstadt zu beschaffen war. Nichtsdestoweniger hoffe ich, dass die im Vorliegenden niedergelegten Resultate für die Kenntniss der engeren Gruppe sowohl, wie als Beitrag zum genaueren Studium des Baues der Cacteen nicht ganz ohne Werth sein werden.

Wie schon angedeutet, zerfällt die ganze Arbeit der Ausführung wie dem Inhalte nach in zwei Theile, deren erster die allgemeine Morphologie und Anatomie des Stammes, den Bau der Epidermis und die hieraus sich ergebende systematische Anordnung der Arten, der zweite dagegen die detaillirte Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Stammspitze enthält.

---

Auffallend und abweichend, wie die äussere Gestaltung der Cacteen, ist auch die innere anatomische Struktur derselben. Während uns bei den meisten Arten der Gattung *Peirescia* der normale Bau der Dicotyledonen noch in seiner ursprünglichen Reinheit entgegentritt, begegnen wir schon bei den Formen der Gruppe der *Rhipsalideae* ausser dem Gefässbündelkreise auch noch einzelnen Bündeln in der Rinde. Eine ähnliche oder gleiche Struktur dürfte wohl sämmtlichen *Phyllocacteen*, vielen *Cereastreen* und manchen *Opuntien* zukommen. Bei vielen *Cereastreen*, *Melocacteen*, *Echinocacteen* und den meisten *Mammillarien* kommt aber, um die *Complication* zu vollenden, noch ein drittes Element hinzu, nämlich Bündel im Mark.

Ueber die Anatomie der Cacteen haben wir bis jetzt nur wenig erfahren. Ausser einzelnen zerstreuten Bemerkungen über die Epidermis und ihre Bildungen, die Spaltöffnungen, über Stärkekörner, Krystalle, grosse Saftzellen, u. s. w. ist mir nur eine Arbeit älteren Datums bekannt: die Abhandlung Schleiden's in den

Memoiren der Petersburger Akademie von 1839, unter dem Titel: „Beiträge zur Anatomie der Cacteen von M. J. Schleiden.“

Ueber diese Abhandlung zu referiren, natürlich nur kurz und soweit sie die Cacteen betrifft, halte ich wegen einiger Beziehungen derselben zu meiner Arbeit für nothwendig.

Nach Besprechung der Formen der Parenchymzellen erwähnt Schleiden der eigenthümlichen, in Mark und Rinde vorkommenden grossen Zellen, die ganz mit Pflanzenschleim angefüllt sind. Andere Parenchymzellen führen Krystall-Drusen, die meist aus oxalsaurem Kalk bestehen; bei manchen Arten kommen dieselben in auffallender Menge vor, so bei *Cereus senilis*.

Bei *Opuntia cylindrica* bleiben manche Parenchymzellen im Mark und in der Rinde noch lange Zeit zeugungsfähig. In ihnen entstehen junge Zellen, welche die Mutterzellen resorbiren, sich ausdehnen und so zur Vergrösserung von Mark und Rinde beitragen. Schleiden glaubt, dass ähnliche Verhältnisse auch noch bei den Melocacteen, Mammillarien und Echinocacteen vorkommen. Dann schliesst er aus der Lagerung vieler Wände um die Gefässbündel in der Rinde, dass auch diese einer nachträglichen Theilung der Rindenzellen ihre Entstehung verdanken.

In Bezug auf Epidermis, Rinde und Borke wird bemerkt, dass das Collenchym in jugendlichen Zuständen stetig in die Rinde übergehe, dass also die Ausbildung der letztern von aussen beginne. Später dagegen ist das Collenchym mit nur seltenen Ausnahmen scharf abgesetzt, und eine, zwei, drei oder mehr Zelllagen stark. Die Seitenwände der Epidermiszellen sind bald gerade, bald wellig gebogen; die obere Wand ist bald eben, bald papillös oder kugelig erhaben. Die Spaltöffnungen haben alle eine charakteristische Form: sie sind von zwei halbmondförmigen Zellen umgeben, die den Schliesszellen parallel laufen. Die kleinen verkümmerten, bald abfallenden Blätter der *Opuntia*-Arten sind auffallender Weise mit ebenfalls verkümmerten oder monströsen Spaltöffnungen bedeckt. — Die Bildung der Borke tritt mit einem gewissen Alter des Individuums ein, und zwar an bestimmten Punkten, von wo aus sie sich in concentrischen Kreisen fortsetzt. Die Korkbildung wird eingeleitet dadurch, dass in einigen Epidermiszellen eine trübgelbliche Masse auftritt, welche bei ihrer stärkeren Ansammlung die Seitenwände der Epidermiszellen sprengt und deren obere Wandungen emporhebt. Auf eine nicht völlig aufgeklärte Weise entstehen in diesem trüben Stoffe Wände, welche Zellen herstellen,

die genau radial gerichtet sind. Anfangs sind dieselben dünn, später aber verdicken sie sich bedeutend und stellen dann den Kork dar.

In Betreff des Holzkörpers der Cacteen führt Schleiden Folgendes an. Bei einzelnen Formen giebt es geschlossene Holzringe, bei andern sind die Bündel völlig vereinzelt. Mehr als ein Kreis von Strängen kommt aber nicht vor. Bei den *Opuntia*-Arten bilden sie keine continuirliche Platte, sondern ein vielfach durchbrochenes Netz. Ungemein mannigfaltig sind die Verhältnisse bei der Knotenbildung, d. h. bei der Anastomose zweier Bündel zur Abgabe peripherischer Aeste. Die kugligen Formen zeigen hierbei die grösste Regelmässigkeit, so z. B. die *Mammillarien*, bei denen die Blattbasen ganz dicht aufeinander stehen, und die Gefässbündel daher ein regelmässiges Netz bilden, an welchem jede Masche einer Blattbasis entspricht.

Die vom Holzkörper austretenden Bündel verlaufen nach drei Richtungen: 1) „Ein Bündelchen geht zur Blattbasis. Bei beginnender Knospenbildung breitet dasselbe durch Verästelung sich seitlich aus, und schliesst sich allmähig oben zu. Auf diese Weise bildet es einen hohlen Cylinder mit netzförmiger Wand, der sich an einem Ende genau den Rändern der durch Anastomose der Hauptgefässbündel gebildeten Schlinge, von deren unterem Umfange das primitive Bündelchen zur Blattbasis abging, einfügt; an der andern Seite aber, nachdem er kurz zuvor das primitive Bündel für die Blattbasis aus seiner Zusammensetzung entlassen, sich etwas contrahirt, um so in den Seitenast einzutreten, woselbst er sich dann wieder verzweigt und die Holzmasse dieses Astes bildet. — 2) Ein zweites Bündelchen geht in der Mitte zwischen zwei der vorigen in das Rindenparenchym des Internodiums, um sich daselbst zu verzweigen. 3) Ein dritter Strang endlich schlägt sich dicht unterhalb des erstern in's Innere, um daselbst eine Art von Markknotengeflecht zu bilden.“ — Diese Verhältnisse sind am klarsten bei *Echinocactus*, *Cereus Curtisii* und *C. variabilis*. Da wo die Rinde relativ dünn ist, fehlen die unter 2 und 3 angeführten Gefässbündel, so bei *Opuntia monacantha* und auch bei manchen *Mammillarien*.

Die Zusammensetzung des Holzkörpers ist eine äusserst verschiedene. Bei vielen ist das Bündel nach aussen durch Bast begrenzt, so bei *Rhipsalis*, *Peirescia*, den meisten *Cereus* u. s. w., oder das Cambium grenzt direct an die Rinde, oder das Bündel

hat anstatt des Bastes einen Gummigang, wie bei *Opuntia peruviana*. Die Bastzellen sind kurz, spröde, greifen oft mit ziemlich stumpfen Spitzen in einander und haben deutliche Porenkanäle. — Der erwähnte Gummigang kommt nur bei der genannten Pflanze vor, und bildet hier wie die Bündel ein continuirliches Netz. — Diejenigen Cacteen, welche weder Bast noch Gummigang besitzen, haben im Gefässbündel ein eigenthümliches Elementarorgan, nämlich weite, zwischen tonnen- und spindelförmig in der Mitte stehende dünnwandige Zellen, welche Ring- oder Spiralfasern führen, die sehr breit mit der schmalen Kante auf die Zellmembran aufgesetzt sind. Man findet diese eigenthümlichen gefässartigen Zellen am häufigsten bei *Echinocactus*, *Melocactus* etc. und sie setzen hier oft den ganzen Holzkörper zusammen.

Hinsichtlich der Entstehung der Gefässbündel und der Bildung des Holzkörpers führt Schleiden Folgendes an. „In der keimenden Pflanze von *Mammillaria simplex* hört ein Bündelchen der noch zarten Zellen auf, neue Elemente in seinem Innern zu entwickeln und bildet anstatt dessen Verdickungsschichten in spiralförmiger Folge. Durch die Dehnung der benachbarten Parenchymzellen werden die neu gebildeten Spiralfaserzellen stark in die Länge gezogen, oft so stark, dass die ursprüngliche Zellmembran abstirbt und die Spiralfaser frei zu liegen kommt. Später bei regelmässiger Ausdehnung werden die Spiralfasern in Ringe verwandelt, indem abwechselnd zwei Windungen unter einander zu einem Ringe verwachsen, und eine dazwischen liegende ausgedehnt und allmählig resorbirt wird.“ Die Holzzellen wachsen dagegen factisch in die Länge und schieben sich mit ihren spitzen Enden an einander vorbei. — Das spätere Wachsthum des Bündels wird vom Cambium vollzogen, welches nach innen Holz-, nach aussen Bast- oder parenchymatische Elemente bildet. — Trägt man bei *Opuntia monacantha* oder *peruviana* von aussen allmählig Schicht um Schicht der Rinde ab, so gelingt es häufig, gerade die Stelle zu treffen, in denen der Zellbildungsprocess im Gange ist. „Hier beobachtet man nun Folgendes: Der Bildungsprocess beginnt im unteren Theile des Stammes zuerst und schreitet allmählig nach oben fort. In den untersten Zellen des Cambiums bilden sich Cytoblasten und auf diesen Zellen, die schmal und zart durch die ganze Zelle in die Höhe wachsen. Ihr Anstossen an die nächstobere Wand erweckt denselben Bildungsprocess in der nächstfolgenden Zelle u. s. f. Im Innern der auf diese Weise entstandenen Zellen bilden sich

dann neue Zellen, die sich allmählig neben einander vorbei bis zur ganzen Länge der Mutterzelle ausdehnen. Schon sehr früh zeigen sich in diesen Zellen die spiraligen Verdickungen, oft so zart, dass man sie kaum mit der grössten Mühe, und oft nur am Rande der Hervorragungen in das Zellenlumen hinein erkennt. Endlich werden die Mutterzellen vollständig resorbiert, und die neu entstandenen entwickeln sich auf gedoppelte Weise, nach innen zu Holzzellen, nach aussen aber zu Cambialzellen, in denen alsbald dasselbe Spiel auf's neue beginnt.“

Soviel aus der Arbeit von Schleiden, die von zehn schön ausgeführten Tafeln begleitet ist. Selbstverständlich braucht hier auf eine nähere Besprechung der darin vorgetragenen Ansichten über Zellbildung nicht eingegangen zu werden. Die Arbeit fällt in die erste Zeit der Entwicklung unserer heutigen Lehre von der Pflanzenzelle, zu der der berühmte Autor selbst einen wesentlichen Beitrag geliefert hat. Erst später haben sich die Ansichten über diesen Gegenstand geklärt; doch dürfte Schleiden schwerlich jemals solche Bilder gesehen haben, wie sie auf seiner Tafel V, Figg. 3 und 4 dargestellt sind. — Das Ganze ist mehr eine Darstellung des fertigen Zustandes, und als solche sehr werthvoll; für die Entwicklungsgeschichte des Stammes hat es wenig Bedeutung. Das, was von der Entstehung der Stränge bei *Opuntia monacantha* und *peruviana* gesagt wurde, betrifft die Bildung secundärer Stränge, nicht der primären, deren Entwicklung, wie ich später zeigen werde, ganz verschieden ist.

Um ein Eindringen in die verwickelten anatomischen Verhältnisse der Cacteen zu ermöglichen, kann man natürlich nicht mit Gestalten, wie *Melocactus*, *Echinocactus* etc. beginnen; der Anfang muss mit einfacheren Formen gemacht werden, um bei diesen eine gesicherte Grundlage zu gewinnen, von der aus man schrittweise zur Untersuchung der höheren Complicationen übergehen kann. Für solche Formen mit einfacheren Verhältnissen schien mir die Gruppe der *Rhipsalideae* die geeignetsten Vertreter zu stellen. Dieselben haben, wie schon Eingangs angedeutet, einen normalen dicotylen Kreis von Bündeln, daneben aber unregelmässig gelagerte kleinere Stränge in der Rinde. Das anatomische und entwicklungsgeschichtliche Verhältniss der letzteren zu den ersteren, der Bau der Stammspitze, soll im zweiten Theile dieser Arbeit eingehend erörtert werden.

## I.

**Allgemeine Morphologie und Anatomie. — Systematische Anordnung der Genera und Arten.**

Die Gruppe der Rhipsalideen zeichnet sich aus durch grosse Vielgestaltigkeit, und manche ihrer Arten weichen in der äussern Erscheinung weit ab von den gewöhnlichen Formen der Cacteen. Die meisten haben ein System sich reichverzweigender Sprosse, welche ein begrenztes Wachsthum besitzen. Länge und Stärke dieser Sprosse sind sehr verschieden. Von einer kleinen Form der *Rhipsalis salicornioides*, deren Glieder selten eine Länge von mehr als 20 Mm. erreichen, giebt es eine ununterbrochene Reihe zu *Rh. paradoxa*, deren Sprosse durchschnittlich 15—20 Cm., oft aber die zwei- drei- und mehrfache Länge besitzen.

Einige Arten, wie *Rh. pachyptera*, *Rh. Swartziana*, gleichen im Habitus manchen *Phyllocactus*-Formen; andere, wie *Rh. paradoxa*, haben eine *Cereus*-artige Gestalt; noch andere, wie *Rh. floccosa*, *Rh. funalis*, sind stielrund. Während bei den meisten Arten die Sprosse sämmtlich gleichförmig gebaut sind, treffen wir bei einigen eine eigenthümliche Formverschiedenheit der Glieder, wie z. B. bei *Rh. Saglionis*. Diese Pflanze hat zweierlei Sprosse, lange und kurze. Aus dem Boden kommen solche, die oft die Länge eines Fusses und darüber erreichen; an diesen finden sich kleine, etwa 7—10 Mm. lange, aber fleischigere Glieder, die meist eine dunkler grüne Färbung besitzen. Die ersteren entwickeln sich sehr rasch, sind während ihrer Bildung lang zugespitzt, peitschenförmig; aus ihnen sprossen, und zwar gewöhnlich nur nach der Spitze hin, die kurzen Glieder hervor, meist dichtgedrängte Büschel bildend. Das umgekehrte Verhältniss findet nicht statt, nie habe ich aus kurzen Sprossen lange hervorgewachsen sehen; immer findet man die kurzen an langen oder auf der Spitze kurzer, und die langen Glieder an langen entspringend. Das ganze Sprossystem bietet so den Anblick eines beblätterten Zweiges dar, und es erhellt auch aus den später anzuführenden anatomischen Thatsachen, dass die kurzen Glieder thatsächlich vorwiegend die Functionen der Blätter vollziehen. Engelmann verglich sie daher (mündlich) mit den im Herbst abfallenden kurzen Zweigen von *Taxodium distichum*, eine Analogie,

die dadurch um so passender wird, dass auch von den kurzen Sprossen unserer Pflanze alljährlich im Winter eine kleine Anzahl abfällt.

### Blattstellung und Blattnatur.

Die Rhipsalideen gehören zu den wenigen Cacteen-Gruppen, welche äusserlich ausgebildete Blätter besitzen. Diese sind zwar häufig sehr klein, sodass man sie erst bei näherer Betrachtung gewahrt, wie bei *Rh. salicornioides*, *Rh. Saglionis*; bei anderen Arten sind sie grösser, wenn auch immer noch sehr klein im Vergleich zur Masse des ganzen Stammes; so bei *Rh. paradoxa*, *Lepismium radicans* u. s. w. Sie liegen dem Stamme stets flach an, sind nach der Form des letzteren also entweder von platter Gestalt, oder mit den Rändern nach innen gekrümmt; fast platt bei *Rh. paradoxa*, schwach nach innen gekrümmt bei *Rh. Cassytha*, stark mit beiden Rändern nach innen umgeschlagen bei *Lepismium radicans*.

Das Stellungsverhältniss dieser kleinen Gebilde verdient eine genauere Beachtung.

Beginnen wir mit der einfachsten Form der Blattstellung. Die Arten *Rh. rhombea*, *crispata*, *pachyptera* u. a. besitzen der Mehrzahl nach Sprosse mit zwei breiten, flügelartig vorspringenden Orthostichen, die den Gliedern eine blattartige Gestalt ertheilen. Die Distanzen der Blätter sind nicht überall gleich, sondern je zwei der in der Entwicklung aufeinander-folgenden sind einander etwas genähert. Dies ist mit Leichtigkeit am Vegetationspunkte, meist aber auch noch am fertigen Spross sicher zu beobachten, (cf. Fig. 1 auf Taf. XXXI, und Fig. 15 auf Taf. XLI). — Von diesem einfachsten Verhältniss, der  $\frac{1}{2}$  Stellung, haben wir nur einen Schritt zum nächstfolgenden, der  $\frac{1}{3}$  Stellung, bei anderen Gliedern der eben genannten Pflanzen. Auch hier sind an den drei geraden Zeilen je drei Blätter einander genähert. — Bei allen Arten mit zwei breiten Flügeln finden sich nun weiter Sprosse mit vier geraden Zeilen, und es entsteht die Frage, ob wir es hier mit  $\frac{1}{2}$  Stellung oder mit alternirender  $\frac{1}{2}$  Stellung zu thun haben, bei welcher nach der Braun-Schimper'schen Bezeichnung der Uebergang vom letzten Blatt des ersten Wirtels zum zweiten des nächstfolgenden durch einen jedesmaligen prosothetischen Schritt von  $\frac{1 + \frac{1}{2}}{2}$  vermittelt wird. Zur Lösung dieser Frage wurde eine Reihe von hierher gehörigen Sprossen untersucht, allein das Resultat

war kein ganz bestimmtes. Vierzeilige Glieder von *Lepismium radicans* waren sicher nach dem letztgenannten Verhältniss angeordnet, und die meisten bei anderen Arten beobachteten Erscheinungen sprachen ebenfalls dafür, dass dies das ursprüngliche Stellungsverhältniss ist. Einige Fälle sind dagegen wegen der an ihnen beobachteten Unregelmässigkeiten lehrreich, und verdienen hier erwähnt zu werden. Ein mir vorliegendes Glied von *Rh. Swartziana* hat unten nahe der Ansatzstelle drei nur schwach vorspringende Kanten; die Blätter sind hier nach  $\frac{1}{3}$  Stellung angeordnet, wobei die Distanzen etwas ungleich sind. Dann wird der Spross plötzlich vierkantig. Der Uebergang von der  $\frac{1}{3}$  zu der neuen Stellung geschieht dadurch, dass eine Kante übersprungen wird und das nächste Blatt um  $180^\circ$  von dem letzten der  $\frac{1}{3}$  Stellung entfernt steht. Das nun folgende Blatt ist von dem letzten durch eine Divergenz von  $270^\circ$  entfernt, das hierauf folgende wieder um  $180^\circ$ . Bis hierher stimmt die Stellung mit der oben gegebenen Erklärung überein, allein das nun Folgende erregt Zweifel. An das letzte Blatt schliesst sich nämlich das jetzt kommende mit nur  $90^\circ$  an, das hierauf folgende steht um  $180^\circ$  entfernt; das nächste schliesst sich wieder mit  $90^\circ$  an, und das nun kommende mit  $180^\circ$ , u. s. w. Hier ist also der Uebergang von einem Blattpaare zum anderen nicht durch  $\frac{1 + \frac{1}{2}}{2}$ , sondern durch  $\frac{1}{4}$  hergestellt. Doch dürfte dies

nur in einer longitudinalen Verschiebung am Stamm, nicht der Anlage nach begründet sein, eine Annahme, die darin ihre Unterstützung findet, dass auch die Distanzen der übrigen Blätter dieses Sprosses unregelmässig sind. — Ein ähnliches Verhältniss, wie das eben beschriebene, finde ich an einem längeren Gliede von *Rh. rhombea*, doch mit dem Unterschiede, dass dasselbe nahe an seinem oberen Ende in fast rechtem Winkel umgebogen ist, und dass hier die Blätter in mit einander alternirenden Paaren stehen, also das ursprüngliche Stellungsverhältniss zeigen. Doch findet sich hier eine andere Anomalie: je zwei der zusammengehörenden Blätter stehen thatsächlich auf gleicher Höhe, eine Erscheinung, die nur durch ungleiches longitudinales Wachsthum des Stammes hervorgerufen sein kann, da nach meinen zahlreichen Untersuchungen alle Blätter der vegetativen Region in spiraliger Folge angelegt werden, spätere Verschiebungen aber in longitudinaler Richtung, wie ich bald zeigen werde, in ausgedehntester Weise vorkommen. Leider habe ich die spärlicher auftretenden vierzeiligen Sprosse



entwicklungsgeschichtlich nicht untersuchen können. Trotz der grossen Wahrscheinlichkeit, die sich nach dem angeführten für die alternirende  $\frac{1}{2}$  Stellung an den 4zeiligen Sprossen ergibt, glaube ich dennoch nicht, dass man Grund hat, das Vorkommen von  $\frac{1}{2}$  Stellung zu bezweifeln, und zwar aus Analogieen, die in Kurzem ihre Besprechung finden sollen.

An die eben besprochenen Glieder mit drei Orthostichen schliesst sich nun eine Modification der  $\frac{1}{2}$  Stellung, die Rh. paradoxa darbietet. Die Normal- oder doch häufigste Stellung der Blätter dieser Pflanze ist  $\frac{1}{3}$ ; je drei Blätter sind von den drei folgenden durch längere Interfolien getrennt, und der Uebergang von jedem dritten zum vierten Blatt wird durch eine Prosenthese von  $\frac{1 + \frac{1}{2}}{3}$

vermittelt. Dadurch kommen sechs Blattreihen zu Stande. Unter jedem Blatt bildet sich eine plötzlich und stark vorspringende Kante, die aber nicht bis zum unter ihm stehenden Blatt 7 reicht, sondern in der Höhe von den drei nach unten folgenden Blättern allmählig verläuft und schliesslich verschwindet. Es sind also eigentlich sechs Kanten vorhanden, allein dadurch, dass sich dieselben von Blatt zu Blatt nur immer zur halben Länge ausbilden, treffen wir auf gleicher Höhe immer nur drei, die mit den nach oben und unten nächstfolgenden alterniren. Der Anlage nach und meist auch noch im entwickelten Zustande sind sämtliche Blätter einzeln gestellt; es kommt aber auch vor, und ich fand dies besonders schön an einem Exemplare in Kew-Garden, dass je drei Blätter auf gleicher Höhe am Stamm stehen, und somit alternirende  $\frac{1}{2}$  Quirle gebildet werden. In diesem Falle tritt der vorhin beschriebene Verlauf der Kanten am deutlichsten hervor. Während hier durch ungleiches Wachsthum falsche Quirle hergestellt wurden, werden in anderen, und zwar den weitaus zahlreichsten Fällen, höchst unregelmässige Formen gebildet. So kommt es z. B. vor, dass das eine der drei gewöhnlich genäherten Blätter ganz nach unten verschoben ist, während die beiden andern auf fast oder ganz gleicher Höhe stehen; ebenso kann das umgekehrte Verhältniss stattfinden, oder alle drei Blätter können weit auseinander gerückt sein, kurz, die Distanzen ein Bild der völligsten Unregelmässigkeit darbieten. — Zu den genannten Fällen, die sich sämtlich auf ursprüngliche  $\frac{1}{2}$  Stellung zurückführen lassen, tritt nun noch ein neues Stellungsverhältniss, nämlich  $\frac{2}{3}$ . Dabei können nun sämtliche Blätter eines Sprosses nach diesem Verhältniss angeordnet

sein, oder nur ein Theil derselben, z. B. die unten am Spross stehenden, während die nach oben folgenden nach  $\frac{1}{2}$  geordnet sind. In einem Falle finde ich unten  $\frac{1}{2}$  Stellung, dann steht in der Mitte des Sprosses das 7te Blatt über dem ersten, also nach alternirender  $\frac{1}{2}$  Stellung, und diese geht oben wieder deutlich in  $\frac{1}{2}$  über. Andere Glieder haben annäherungsweise  $\frac{1}{2}$  Stellung, und in noch anderen Fällen lässt sich gar kein bestimmtes Stellungsverhältniss nachweisen; wenn ein solches der Anlage nach vorhanden ist, so muss es durch späteres unregelmässiges Wachsthum derart verschoben sein, dass im fertigen Zustande nichts mehr davon zu erkennen ist. In allen diesen Fällen verlaufen die Kanten, wie früher, nie von ihrem Blatt zu dem senkrecht darunter stehenden, sondern hören etwa in der Mitte des Weges auf, und verlaufen allmählig in den Stamm.

Etwas verschieden ist die Stellung bei *Rh. pentaptera*. Wie schon der Name andeutet, hat die Pflanze normal 5 Kanten mit  $\frac{1}{2}$  Stellung. Unter der grössern Anzahl von Gliedern mit 5 Kanten kommen nun erstens solche mit 6 vor, also mit alternirender  $\frac{1}{2}$  Stellung, wie sie sich bei *Rh. paradoxa* findet; jedoch mit dem Unterschiede, dass bei *Rh. pentaptera* die Kanten völlig ausgebildet sind, und nicht wie dort bis bloss zur Hälfte des Weges zwischen zwei übereinanderstehenden Blättern. Weiter kommen nun aber noch Sprosse mit 7 Kanten vor, die nach dem Verhältniss von  $\frac{1}{2}$  angeordnet sind. Oft sieht man unten am Spross 5 Kanten, dann tritt plötzlich noch eine neue hinzu, um mit den übrigen bis an's Ende des Sprosses zu verlaufen, oder bald wieder aufzuhören, und der ursprünglichen Fünfzahl Platz zu machen. Dieselben Uebergänge finden sich an Gliedern mit 6 und 7 Kanten; alle drei Formen der Blattstellung habe ich bis jetzt an einem und demselben Gliede nicht beobachtet, wiewohl ich sicher glaube, dass auch dieser Fall vorkommt. Die beschriebenen Verhältnisse haben desshalb ein hohes Interesse, weil sie uns an demselben Pflanzenspross nicht nur Uebergänge von den ersten Gliedern der Hauptreihe der Blattstellungsverhältnisse zu den nächstfolgenden derselben, sondern, was noch ungleich wichtiger ist, selbst solche zwischen den Gliedern der Hauptreihe und der ersten Nebenreihe darbieten. Sie zeigen uns, wie äusserst schwankend und inconstant die Blattstellungsverhältnisse überhaupt sein können. Und zwar beruhen diese Unregelmässigkeiten nicht auf nachträglicher Verschiebung, sondern sind der Anlage nach vorhanden, wenigstens

insofern, als wir unter Anlage das der Beobachtung zugängliche Auftreten der jungen Blatthöcker verstehen. Dies zeigt am besten *Rh. pentaptera*, bei der ungleiches longitudinales Wachstum verschiedener Stammpartieen wohl unregelmässige Höhenstellung der Blätter hervorbringt, nicht aber auf die Anzahl der Kanten einen Einfluss hat; diese hängt vielmehr gänzlich von der in der Anlage begründeten Divergenz der Blätter ab. — Ähnliche Schwankungen in der Zahl der Orthostichen habe ich an vielen *Cereus*-Arten beobachtet, und A. Braun führt ebenfalls (cf. Tannenzapfen p. 131) an, dass  $\frac{2}{3}$  Stellung neben  $\frac{1}{2}$  und  $\frac{1}{3}$  vorkomme bei *Solidago canadensis*, *Epacris grandiflora*, *Roseda odorata* und einigen anderen Pflanzen. Daraus aber, dass sich bei *Rh. pentaptera* und *Rh. paradoxa* Uebergänge von der  $\frac{1}{2}$  zur  $\frac{2}{3}$  Stellung finden, schliesse ich, dass wenn bei den früher genannten Pflanzen Glieder mit 4 Kanten vorkommen, auch wohl  $\frac{1}{2}$  Stellung möglich sein könnte, selbst wenn es bis jetzt nicht gelungen ist, dieselbe direct zu beobachten. Denn ich sehe nicht ein, warum ein Uebergang, der bei den dritten Gliedern der beiden Reihen vorkommt, nicht auch bei den zweiten, bei  $\frac{1}{2}$  und  $\frac{1}{3}$  Stellung, auftreten sollte.

Es erübrigt nun noch, unsere Untersuchung über die Blattstellung auf die Arten mit runden Gliedern auszudehnen.

Das einfachste Verhältniss, dass sich hier darbietet, findet sich an den kurzen Sprossen von *Rh. Saglionis* und *mesembryanthoides*, es ist dies  $\frac{1}{2}$  Stellung. Die Blätter stehen meistens in geraden Zeilen, die oftmals schwach vorspringende Kanten bilden. Auch bei dieser Pflanze treten häufig Glieder mit 6 Orthostichen auf, und ebenso wie früher können auch hier beide Stellungsverhältnisse an demselben Spross vorkommen. Hin und wieder, doch seltener, kommen auch Glieder mit  $\frac{2}{3}$  Stellung vor. Longitudinale Verschiebungen kann man hier ebenso wie bei *Rh. paradoxa* beobachten; ferner sind Drehungen des Stammes nichts Seltenes. Doch lässt sich in den meisten Fällen das Stellungsverhältniss, wenn auch oft nur mit Mühe, entziffern. — Ungleich schwieriger wird die Untersuchung bei den langen Sprossen der beiden genannten Pflanzen. In einzelnen Fällen, und dies scheint das häufigere Vorkommen zu sein, finde ich  $\frac{1}{2}$ , in andern  $\frac{2}{3}$  Stellung. Beide Verhältnisse können auch an demselben Spross auftreten; endlich kommen aber auch noch solche vor, und zwar sind dies die stärksten Glieder, an denen ein bestimmtes Stellungsverhältniss aufzufinden nicht

möglich ist. Eben so wenig vermochte ich ein solches an den langen Sprossen von *Rh. pendula* zu erkennen.

Das Höchste von Unregelmässigkeit bietet *Rh. funalis* dar. Die Sprosse dieser Pflanze sind sämmtlich gleichgestaltet, ein Unterschied zwischen langen und kurzen ist nicht vorhanden. Die Blattstellung am entwickelten Gliede ist nun völlig unregelmässig, ein bestimmtes Stellungsverhältniss durchaus nicht zu finden. Oft stehen drei oder vier Blätter auf ziemlich gleicher Höhe am Stamm, dann folgen mehrere in unregelmässiger Spiralstellung, dann können wieder zwei auf gleicher Höhe stehen, oder, wenn mehrere Blätter eine Spirale bilden, steht plötzlich das, welches nach oben folgen sollte, tief nach unten verschoben, und was derartige Vorkommnisse mehr sind. Dabei erscheinen die Divergenzen völlig ungleich, während z. B. zwei Blätter deutlich seitlich genähert sind, stehen andere um die doppelte oder dreifache Weite von einander entfernt. — Der Anlage nach sind aber sämmtliche Blätter dieser Pflanze in regelmässiger Spiralstellung geordnet, wenigstens war an jungen Sprossen, welche eben die ganze Anzahl ihrer Blättchen angelegt hatten, bestimmt  $\frac{2}{3}$  Stellung vorhanden. *Rh. funalis* hat nämlich die Eigenthümlichkeit, die Anlage sämmtlicher junger Blätter am Spross zu vollenden, ehe stärkeres intercalares Wachsthum desselben eintritt. Daher kommt es, dass die Blättchen dann dicht zusammen, wie Schuppen an einem Tannenzapfen stehen und das Stellungsverhältniss leicht verfolgen lassen. Erst bei der nun folgenden Streckung, die an der Basis des Sprosses beginnt, und von da allmählig nach der Spitze hin fortschreitet, lässt sich die unregelmässige Ausbildung der einzelnen Theile desselben verfolgen, und somit die ganze Unregelmässigkeit in der Stellung der Blätter am fertigen Spross auf ein nachträglich stattfindendes ungleiches Wachsthum verschiedener Stammpartieen zurückführen. Wie es scheint, finden auch hier nur longitudinale Verschiebungen statt, wenigstens lassen sich an Gliedern des mittleren Entwicklungsstadiums häufig noch Orthostichen verfolgen. Doch wäre es möglich, dass auch nachträgliche schwache laterale Verschiebungen vorkommen, was ich jedoch dahin gestellt sein lasse.

Bei *Rh. floccosa* sind die Sprosse länger, die sehr kleinen Blätter stehen entfernter; das junge Glied bildet sich schon an der Basis aus, während es an der Spitze noch weiter wächst, aber die Unregelmässigkeiten in der Blattstellung sind ähnlich wie bei *Rh. funalis*. Das Gleiche gilt von *Rh. pendula*. *Rh. conferta* hat

theils Sprosse, an denen die Blätter nach  $\frac{1}{2}$  Stellung angeordnet sind, theils solche, an denen kein bestimmtes Verhältniss aufzufinden ist. Bei *Rh. Cassytha* finden sich Sprosse mit  $\frac{1}{2}$ , alternirender  $\frac{1}{2}$ - und  $\frac{1}{2}$  Stellung.

Was die eigenthümliche *Rh. salicornioides* anlangt, so beobachtet man am entwickelten Spross sowohl Verhältnisse, welche auf eine Stellung von  $\frac{1}{2}$  mit einem prosenthetischen Schritt  $\frac{1 + \frac{1}{2}}{2}$  zwischen je zwei der aufeinanderfolgenden Blattpaare hindeuten, als auch solche, die  $\frac{1}{2}$  vermuthen lassen.

Werfen wir am Schluss dieser Betrachtungen noch einmal einen Blick auf das Ganze, so zeigt sich, dass die Arten des Genus *Rhipsalis* in Bezug auf Blattstellung vielleicht das Höchste von Unregelmässigkeit darbieten, das im Pflanzenreiche bekannt ist, und zu den wenigen Fällen zu zählen sind, welche Hofmeister in seiner „Allgemeinen Morphologie“ unter „Inconstante Divergenzen“ aufgeführt hat. — Die Frage, ob die bei den langen Sprossen von *Rh. Saglionis* und *Rh. pendula* beobachteten Fälle völlig unregelmässiger Stellung auf der Anlage nach regelmässige Verhältnisse zurückzuführen, also bloss durch ungleiches Wachsthum verschiedener Stammpartieen zu erklären, oder ob sie in vielen Fällen nicht schon der Anlage nach vorhanden sind, wage ich nicht zu entscheiden. Das Vorkommen von Sprossen mit regelmässiger Stellung unter solchen mit unregelmässiger, die der Anlage nach regelmässige, im ausgewachsenen Zustande dagegen stets völlig unregelmässige Stellung der Blätter bei *Rh. funalis* berechtigen zu der ersteren der beiden Annahmen; — das bei anderen Arten vorkommende Schwanken zwischen verschiedenen Stellungen, wie zwischen  $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{1}{2}$  ( $\frac{1}{2}$ ) und  $\frac{1}{2}$ , lässt dagegen auch die zweite zu. Denn denken wir uns die Uebergänge zwischen den verschiedenen Stellungsverhältnissen nicht in längeren Zeiträumen wiederholt, — so dass sie sich am fertigen Spross erkennen lassen — sondern in kurzen und vielleicht obendrein noch ungleichen Intervallen vor sich gehend, so müsste bald ein Bild der vollständigsten Unregelmässigkeit entstehen. Fände beispielsweise ein solches Schwanken zwischen  $\frac{1}{2}$ - (Divergenz =  $102\frac{1}{2}^\circ$ ) und  $\frac{1}{2}$  Stellung (Divergenz =  $135^\circ$ ) an den langen Sprossen von *Rh. Saglionis* oder *Rh. pendula* statt — stände z. B. das zweite Blatt vom ersten um  $102\frac{1}{2}^\circ$ , das dritte vom zweiten um  $135^\circ$ , das vierte vom dritten wieder um  $135^\circ$ , das fünfte vom vierten um  $102\frac{1}{2}^\circ$  entfernt, u. s. f., so leuchtet ein, dass keine Grundspirale

entstehen könnte. Dieser Vorgang allein würde schon genügen, ganz abgesehen von dem ausserdem noch vorhandenen ungleichen intercalaren Wachsthum des Stammes, sämtliche an den genannten Pflanzen vorhandenen Unregelmässigkeiten zu erklären. Dass aber ein derartiges Schwanken, freilich in längeren Zeiträumen, vorkommen kann, lehren, wie schon erwähnt, *Rh. pentaptera*, *Rh. paradoxa*, u. s. w. Ja, es lässt sich bei ersterer Pflanze, wie auch bei manchen *Cereus*-Arten mit senkrechten Orthostichen beobachten, dass zu der bestimmten Zahl von vorhandenen plötzlich eine neue tritt, die aber nur kurz, von einem Blatt oder Stachelbüschel gebildet ist, und dann plötzlich wieder aufhört. Hier ist offenbar auf das Auftreten eines neuen Stellungsverhältnisses sofort die Rückkehr in das frühere erfolgt, eine Thatsache, die als wichtige Stütze für die eben gemachte Annahme dienen könnte. Leider führte die Untersuchung der Laubknospen von *Rhipsalis Saglionis* und *pendula* zu keinem bestimmten Resultate, da die äussern Blätter sich mit den Rändern so wenig umfassen, dass die meisten derselben beim Uebertragen der Präparate vom Messer auf den Objectträger ihren Ort verliessen, und somit die zur Bestimmung des fraglichen Verhältnisses erforderliche Zahl nicht vorhanden war.

Betrachten wir nunmehr die kleinen schuppenförmigen Blättchen etwas genauer. Dieselben sind sitzend und zeigen ausser der schon früher erwähnten verschiedenen Krümmung bei mässiger Vergrösserung eine bei den verschiedenen Arten auch etwas differente Gestalt. Sie sind z. B. bei *Rh. Saglionis* verlängert dreieckig; haben eine breite Basis bei geringerer Höhe und abgestumpftem Ende bei *Rh. paradoxa*; oder sind versehen mit einem mittleren grösseren und zwei seitlichen kleineren Lappen, die oft etwas am Stamm herabhängen, bei *Rh. pendula* (Taf. XXXV, Fig. 2). Mit Ausnahme ihres basalen Theiles bestehen sie aus verlängerten, oft sehr langen Zellen, die stark gebogene Quer- und schwächer gekrümmte Längswände haben. Der Rand eines Blattes ist eigenthümlich ausgebildet. Seine Zellen wachsen nämlich haarähnlich aus und bilden dadurch einen franzenartigen Saum, (Taf. XXXV, Fig. 3); einzelne isoliren sich in ihrem oberen Theile ganz und biegen sich dabei oft hakenförmig um; andere bleiben zu zweien oder mehreren seitlich vereinigt. Die Wände der äusseren Zellen sind stark verdickt, und die der Aussenseite des Blattes zeigen auswärts gekehrte Wölbungen, während die der Innenseite eben

oder der Blattkrümmung entsprechend schwach gebogen sind. Die Grösse und Stärke des Blattes richtet sich meist nach der Mächtigkeit der Sprosse, welche diese bei den verschiedenen Arten erreichen, und danach ist auch der Rand etwas verschieden gebaut. Während er bei *Rh. Saglionis* nur eine oder zwei Zelllagen stark ist, umfasst er bei *Rh. pendula* drei bis vier und bei *Rh. paradoxa* noch mehr, jedoch derart, dass stets die innerste, dem Stamm zugekehrte Zelllage des Blattes die am weitesten vorspringende ist, während die nach aussen folgenden an Länge dachartig abnehmen. — Früher oder später, je nach den Arten, werden aber sämtliche Blätter abgeworfen; der ältere Stamm ist meist stets blattlos.

Die Verfolgung der Anlegung der Blätter am Vegetationspunkte führt zu einigen nicht uninteressanten Punkten. Es sei dazu die Stammspitze von *Lepismium radicans* gewählt, deren zweiflüglige Sprosse die geeignetsten sind. An diesen stehen die Blätter in zwei Zeilen, die um genau  $180^\circ$  von einander entfernt sind. Ich will nun, um feste Bezeichnungen zu haben, den Schnitt, der die Axe des Stammes und die Medianen der Blätter trifft, den Medianschnitt, den darauf senkrecht gerichteten, der wohl die Axe, aber keine Blätter trifft, den Lateralschnitt nennen. Der erstere zeigt Folgendes (vergl. Taf. XXXI, Fig. 1). Die Insertion des von dem schwach gewölbten Vegetationspunkt rechts gelegenen jüngsten Blatthöckers reicht von a bis b, die des zweiten Blattes, das schon weit über die Stammspitze hervorragt, von c bis d, die des dritten, noch weiter entwickelten, von b bis e, die des vierten von d bis g, die des fünften von e bis f, die des sechsten offenbar von g bis h, u. s. w. Erst bei Blatt 8 ist bei i eine kleine Einbuchtung entstanden, die übrigens nicht immer gebildet wird. Durch sie und die obere Ansatzstelle des Blattes die Insertionslinie zu legen, wäre durchaus willkürlich. Der Entwicklungsgeschichte nach haben wir die gesamte äussere Rinde als zusammengesetzt aus den mit dem Stamm verwachsenen Blattbasen zu betrachten.

Die Anschauung, dass die Basen der Blätter auch bei den höhern Pflanzen den Stamm gleichsam berinden, ähnlich wie es unter den niedern Pflanzen besonders bei den Charen in auffallender Weise geschieht, ist nicht mehr neu; sie findet sich klar ausgesprochen bei Hofmeister<sup>1)</sup>. Diese Ansicht ist in der weitaus grössern Mehrzahl der Fälle zweifellos richtig, allein sie hat auch ihre Ausnahmen. Gleichwie bei *Salvinia* von vornherein gewisse

1) Allgemeine Morphologie, pag. 520.

Theile der aus der Scheitelzelle hervorgegangenen Segmente zur Herstellung des Internodiums angelegt werden, so giebt es auch unter den höhern Pflanzen Fälle, in denen gewisse, zwischen den jugendlichen Blattanlagen gelegene Axenstücke zu Internodien bestimmt werden, an deren Rindenbildung die Basen der jungen Blätter keinen Antheil haben. Dies ist der Fall bei *Myriophyllum*. Hier ist die Wachsthumsaxe der an dem schlanken Vegetationskegel angelegten Blätter anfangs senkrecht gerichtet zu der des Stammes, und die Linie, welche obere und untere Ansatzstelle des Blatthöckers verbindet, läuft fast parallel mit der Stammaxe. Die untere Ansatzstelle des Blattes zeigt hier nie den allmäligen Uebergang in den Stamm, wie er in den meisten Fällen beobachtet wird, sondern ist stets scharf abgesetzt, und aus der Verfolgung der Entwicklung der Gewebe lässt sich darthun, dass hier die Blattbasis dem Stengel keine neue Schichten auflagert.<sup>1)</sup> Wie ich vermuthete, zeigen auch unsere übrigen Wasserpflanzen mit schlanken Vegetationskegeln ähnliche Verhältnisse.

Das genaue Gegentheil bieten nun die Rhipsalideen dar. Wie oben gezeigt, ist hier zwischen dem Stamm und der unteren Ansatzstelle des Blattes keine Grenze zu ziehen, sondern der Entwicklung nach die ganze äussere Rindenpartie als Blattgrund zu betrachten. Dieser erfährt nun in radialer Richtung ein rasches Wachstum, sodass er bald über den obern, äussern Theil vorragt, bei manchen Arten so weit, dass die äusserlich sichtbaren Blattschuppen am fertigen Stamm in einer Einkerbung stehen. — Im Hinblick auf die angeführten Thatsachen dürfte man vielleicht noch einen Schritt weiter gehen, und behaupten, dass bei den Rhipsalideen nicht bloss der Blattgrund, sondern die Lamina des Blattes selbst, oder doch der grössere Theil derselben, mit dem Stamm verwachsen sei, und dass man das äusserlich vorragende Schüppchen nur als Blattspitze zu betrachten habe. Diese Anschauung findet eine Unterstützung in der Thatsache, dass, wie ich später zeigen werde, der aus dem Blatt kommende Blattspurstrang bei den zweiflügligen Arten nicht sofort in den Holzkörper tritt, sondern erst der ganzen Länge nach durch das zu ihm gehörige Internodium hinabläuft, und in demselben zahlreiche Zweige abgiebt, die ein unregelmässiges Geflecht bilden. Dieses in Verbindung mit der That-

---

1) H. Vöchting, zur Histologie und Entwicklungsgeschichte von *Myriophyllum*. Nova Acta etc. 1872.



sache, dass die äusseren Stammtheile hier ja auch die physiologischen Functionen der Blätter vollziehen, da die äusseren, früh abfallenden Blättchen für den Process der Assimilation keine Bedeutung haben, giebt der Anschauung sicher einige Berechtigung. Und wenn dieselbe auch für den heutigen Zustand keine Bedeutung hätte, so liesse sich doch auf die angedeutete Weise ein Vorgang ausmalen, wie — die Richtigkeit der Descendenz-Theorie vorausgesetzt — im Verlaufe langer Zeit durch allmähliges Verwachsen der Lamina eines sitzenden Blattes mit dem Stamm, und damit Hand in Hand gehende Uebertragung der Functionen des Blattes an den letztern so abweichende Axenformen erzeugt werden könnten, wie die Rhipsalideen sie darbieten.

Das eben Gesagte gilt jedoch streng genommen zunächst nur für die zweiflügligen Arten. Doch lassen sich dieselben Anschauungen auch auf die rundgliedrigen und mehrkantigen Formen ausdehnen, denn in Bezug auf die Grenze zwischen Stamm und Blatt am Vegetationspunkte lässt sich dasselbe wiederholen, was von den zweiflügligen Arten gesagt wurde. Dasselbe gilt von allem Uebrigen, nur treten die Blattspurstränge der rundgliedrigen Formen früher in den Holzkörper ein, durchlaufen nicht erst das ganze Internodium, geben aber sonst ebenso, wie die früher genannten, Stränge für die Rinde ab.<sup>1)</sup>

### Sprossbildung.

Werfen wir jetzt noch einen weiteren Blick auf unsern schon mehr besprochenen Vegetationspunkt von *Lepismium radicans*. In den Achseln der ersten vier Blattanlagen gewahrt man keinerlei Achselproduct, ihre unteren Ansatzstellen reichen bis dicht auf die oberen der nächst unter ihnen stehenden. Auf der Basis des fünften oder sechsten Blattes dagegen findet ein neuer, eigenthümlicher Theilungsprocess statt (Taf. XXXI, Fig. 2). Dies ist die Anlage des Achselsprosses, die anfangs nur aus wenigen, in lebhafter Theilung begriffenen Zellen besteht. Die Mitte dieses kleinen Vegetationspunktes ragt schwach vor, und ist manches Mal von

1) Die Betrachtung der anatomischen Verhältnisse der Cacteen hatte schon Link zu einer der oben entwickelten ähnlichen Ansicht geführt. Er bemerkt nämlich im Text zu seinen „Ausgewählten Anatomisch-botanischen Abbildungen“ 2. Heft, Berlin 1840, zu Fig. 9 auf Taf. III: „An den Cacteen stecken also die Blätter im Stamme, denn das Gefässnetz befindet sich innerhalb des Stammes und ist gegen den Stachelhaufen gerichtet.“

einigen oder einer grösseren Zelle eingenommen, die aber, wie ich mich sowohl auf Längs- wie auf Flächenansichten überzeugt habe, keine eigentliche Scheitelzellen, sondern Initialen im Sinne Hanstein's darstellen. Schon zu einer Zeit, wo der ganze neue Bildungsheerd nur wenige Zellen im Durchmesser hat, beginnt seine äusserste Zellreihe, und alsbald auch die darauf nach innen folgende, Haare zu bilden (Taf. XXXI, Fig. 3 u. 4), deren Entstehung auf die auch in andern Fällen beobachtete Art vor sich geht. — Eine Zelle wölbt sich nach aussen; der vorragende Theil wird von dem untern inneren durch eine Querwand abgeschnitten. Die erstere der so entstandenen Zellen wächst nun rasch in die Länge, und theilt sich in acrofugaler Folge wiederholt durch Querwände. Während dessen wächst die Spitzenzelle lang aus, sich oftmals wellig biegend und dabei ihre Wände verdickend. Wie der Theilungsprocess, so geht auch die Ausbildung der Haarzellen in basipetaler Folge vor sich. Die Formen der Haare sind oft sehr auffallend; die Querwände haben eine sehr verschiedene Richtung, von der horizontalen bis zur stark geneigten wechselnd, greifen sie oft schuhsohlenförmig gebogen über einander; die Längswände zeigen oft Biegungen, springen häufig in der Nähe der Querwände buchtig vor; nicht selten biegt sich auch eine ganze Zelle um bis zum rechten Winkel und mehr, u. s. f. Meist bestehen die Haare aus einer Zellreihe; nur selten theilen sich ihre Elemente durch eine Längswand (Taf. XXXI, Fig. 5 bei a). Im Alter collabiren die Haarzellen mit Ausnahme der Ansatzstellen der Querscheidewände, und drehen sich dabei spiralig. — Der Haarbildungsprocess beginnt, wie es scheint, stets an den Seiten des Vegetationspunktes; ergreift dann die Zellen desselben, welche nach der Blattseite hin gelegen sind, und schliesst sich erst dann auf der Stammseite. Es ist somit der ganze jugendliche Vegetationspunkt von Haaren umgeben, ehe derselbe irgend eine andere Sprossung hervorgebracht hat.

Dem morphologischen Ort der Entstehung nach gleichen die eben beschriebenen Achselsprosse vollkommen den, welche vor nicht langer Zeit von Warming für *Amorpha*, *Salix nigricans* und *Sedum Fabaria* beschrieben worden sind<sup>1)</sup>. Die von ihm gegebenen Abbildungen stimmen mit den meinigen fast völlig überein. — In Bezug auf die Haarbildung stellen die Vegetationspunkte der

1) cf. E. Warming, *Récherches sur la ramification des Phanérogames*. Copenhague, 1872. *Resumé français* pag. XX.

Achselsprosse der Rhipsalideen ein Seitenstück zu *Utricularia* dar, wo, wie Pringsheim<sup>1)</sup> zuerst gezeigt hat, an dem langen gebogenen Vegetationspunkte zuerst Haare entstehen. Jedoch herrscht dabei ein wichtiger Unterschied: bei letzterer Pflanze werden die Haare fortwährend eher als die Blätter gebildet; bei den *Rhipsalis* dagegen geht ihre Bildung nur so lange vor sich, als keine Blätter angelegt werden; sie erlischt, sobald diese auftreten. Kommt der Achselspross nie zu weiterer Entwicklung, so sind Haare und die alsbald zu besprechenden Borsten das Einzige, was er producirt; bildet er sich dagegen aus, so sind die Haare nur Producte seines ersten Wachstumsstadiums, mit dessen Beendigung auch ihr Auftreten erlischt.

Wie erwähnt, erzeugt der Achselspross ausser den besprochenen Haaren noch Borsten (Taf. XXXI, Fig. 5 bei b). Diese haben einen meist rundlichen Querschnitt, seltner einen verlängert ovalen, wie bei *Lep. radicans*. Ihre Länge und Stärke ist bei den verschiedenen Arten sehr verschieden. Sie erreichen die grösste Länge bei *Rh. Saglionis* und *Lepismium sarmentaceum*; danach bei *Rh. mesembryanthoides* und an eigenthümlich geformten Gliedern von *Rhipsalis salicornioides* und *Lepismium radicans*, während sie an den normalen Gliedern dieser Pflanzen äusserlich kaum sichtbar sind. Bei den meisten Arten bleiben sie kürzer, entweder ganz hinter dem Blatt versteckt, oder nur sehr wenig über dasselbe vorragend, sodass man sie leicht übersieht, so bei *Rh. funalis*, *conferta*, *pendula*, *floccosa* u. s. f. Auch die Zahl, in welcher die Borsten auftreten, ist verschieden; bei *Rh. Saglionis*, *mesembryanthoides* können drei, vier oder fünf aus einer Blattachsel entspringen; bei den meisten übrigen ist ihre Zahl geringer, so bei *Rh. floccosa*, *conferta*, *pendula*, *Lepismium radicans*, wo man meist nur eine, seltener zwei, und noch seltener mehr gewahrt. Bei den letztgenannten Arten, zu denen sich noch *Rh. pentaptera*, *pachyptera* etc. gesellen, steht die erstangelegte meist in der Medianlinie vor dem Blatt, bei *Lepismium radicans* dagegen in der Mehrzahl der Fälle etwas seitwärts von der Mediane; die später sich entwickelnden stehen meist genau vor den ersten. Bei *Rh. Cassytha* habe ich bis jetzt keine der genannten Gebilde beobachtet. — Im fertigen Zustande zeigen sie einen bei den einzelnen Arten etwas verschiedenen Bau; sie haben bei geringerer Länge eine bedeutende

1) N. Pringsheim, zur Morphologie der Utricularien. Monatsberichte d. Acad. d. Wissensch. zu Berlin. Febr. 1869, pag. 7 d. Sep. Abdr.

Stärke bei *Rh. pentaptera*, sind nicht viel schwächer entwickelt bei *Rh. pachyptera*, bleiben aber kleiner bei *Lepismium radicans*, *Rhipsalis funalis*, und sind lang, haarartig bei *Rh. Saglionis*, *mesembryanthoides* und *Lepismium sarmentaceum*. Die Zellen des Innern der Borsten sind stets stark verlängert und mit dicken Wänden versehen; die der Aussenseite bei *Rh. pentaptera* kurz, epidermisartig mit stärker verdickten Aussenwänden; ähnlich, nur etwas mehr verlängert bei *Rh. pachyptera*; sie sind dagegen lang, wie die des Innern bei *Rh. Saglionis*, *mesembryanthoides*, bei denen jede unter der oberen Querwand eine kleine Vorwölbung zeigt. — Ueber die morphologische Dignität der Borsten kann ich noch keine genügende Angaben machen, da zur Feststellung derselben andere Cacteengruppen zum Vergleich herbeigezogen werden müssen. Vor allen anderen dienen hierzu die *Peirescia*-Arten, doch sind meine Untersuchungen darüber noch nicht soweit ausgeführt, um ein endgültiges Urtheil abgeben zu können. Der Entwicklung nach gehören die Borsten der grösseren *Rhipsalis*-Arten zu den Gebilden, die in neuester Zeit von Warming<sup>1)</sup> eingehend besprochen worden sind. Wie bei den von diesem Autor genannten Pflanzen, nimmt auch hier an der Bildung des im fertigen Zustande einem Trichom gleichenden Gebildes nicht nur das Dermatogen Antheil, sondern auch eine kleine Gruppe von Periblemzellen, über die sich jenes kuppelartig hinwölbt; so bei *Lepismium radicans*, *Rhipsalis pachyptera*, *pentaptera* u. s. w. Die Entwicklung der dünnen, haarartigen Borsten von *Rh. Saglionis*, *mesembryanthoides*, *Lepismium sarmentaceum* wurde nicht genauer verfolgt; ob auch sie hierhergehören, kann ich nicht mit Sicherheit angeben. —

So schreitet die Entwicklung des axillären Vegetationspunktes in einseitig centripetaler Richtung weiter (Taf. XXXI, Fig. 5). Auf der Aussenseite bildet er Haare, Borsten, deren Bildung aber auch unterbleiben kann und hierauf wieder Haare; auf der Innenseite erzeugt er nur Haare, aber in geringerer Zahl; die ersten, welche hier entstehen, bilden sich nicht immer aus den äussersten Zellen des Vegetationspunktes, sondern meist aus den unmittelbar darüber gelegenen der Mutteraxe; die später entstehenden gehören aber dem Vegetationspunkte an.

Kehren wir nunmehr zunächst ausschliesslich zu den Achselsprossen von *Lepismium radicans* zurück. Nachdem der beschriebene

1) E. Warming, Sur la différence entre les trichomes etc. Copenhagen 1878.

Haar- und Borstenbildungsprocess einige Zeit gedauert hat, hebt ein neuer Vorgang an. In den unter den Basalzellen der Haare gelegenen Elementen beginnt die Bildung von Korkgewebe, das sich nur dadurch vom echten Kork unterscheidet, dass seine Wände zart bleiben, meist bald collabiren, und sich nicht korkartig verdicken (Taf. XXXI, Fig. 5 bei k, und Taf. XXXII, Fig. 3). Da aber auch beim echten Kork der Rhipsalis derartige Gewebazonen abwechselnd mit ihre Wände verdickenden Korkzellschichten auftreten, und der Anlage nach mit diesem völlig identisch sind, so will ich sie einfach als Korkgewebe bezeichnen. Der neue Theilungsmodus geht rasch in centripetaler Richtung von Statte, sodass in Kurzem ein kräftiges Gewebelager entsteht, dessen untere Elemente in Theilung begriffen sind, während die äusseren vielfach eingefallen und höchst unregelmässig erscheinen. Das Ganze, welches stets eine dunkle Färbung besitzt, trägt den collabirenden Haarschopf auf seiner Oberfläche (Taf. XXXII, Fig. 3). Ursprünglich unter den Haaren und Borsten beginnend, ergreift der Process der Korkbildung aber auch die peripherischen Zellen des Vegetationspunktes, und zwar zunächst die der äussern Seite in centripetaler Folge (Taf. XXXII, Fig. 3 bei a). Die betreffenden Zellen wölben sich anfangs haarartig empor, erhalten aber, sich vergrössernd, bald die dunkel gefärbten Wände, während in ihnen die Korktheilung beginnt. Derselbe Process pflanzt sich ferner in den zunächst über den Haaren, welche an der Stammseite entsprangen, gelegenen Epidermiszellen fort. Die untersten Korkzellen, in denen die Theilung vor sich geht, haben hyalinen Inhalt und es beginnen die rings um den Vegetationspunkt, zumal auf dessen Oberseite am Stamm, gelegenen, sich schon früh stark in die Länge zu strecken. Durch diesen Process wird der Vegetationspunkt von allen Seiten, besonders aber von der Stammseite her, immer mehr überwölbt, bis er schliesslich, wenn die Zellen der beiden Seiten sich berühren, nach aussen gänzlich abgeschlossen ist (Taf. XXXII, Fig. 5). Die Untersuchung dieser Zustände führt leicht zu grossen Täuschungen, indem die über den Vegetationspunkt hinneigenden, hyalinen Zellreihen sich meist so dicht auf den letztern legen, dass man die Contouren der verschiedenen Zellwände nicht mehr erkennen kann, und einen geschlossenen Gewebeverband vor sich zu haben glaubt (Figg. 1 auf Taf. XXXIII und XXXII). Es scheint dann, als sei der kleine versteckte Vegetationspunkt ein endogen angelegter. Allein die Verfolgung der successiven Stadien, welche aber nicht immer die geeigneten Mittelstufen dar-

bieten — wie sie in den Figg. 3, 4 u. 5 auf Taf. XXXII dargestellt sind, — und auch der Praeparation Schwierigkeiten in den Weg setzen, lehrt den wahren Sachverhalt kennen; auch deutet in den meisten Fällen schon die Schrägrichtung der über den Vegetationspunkt geneigten Zellreihen auf deren Ursprung hin. Wenigstens gilt dies sicher für die Sprosse im Alter von ein bis zwei Jahren; auf die von höherem Alter komme ich später zurück. — Werfen wir nun noch einen Blick auf die verschiedenen Lagen, welche der kleine Vegetationspunkt, der unter dem Dermatogen nur etwa 5—7 Zelllagen mächtig ist, in den aufeinander folgenden Zeiten einnimmt. Zuerst, auf dem Blatt gelegen, beschreibt seine Oberfläche mit der Axe des Muttersprosses einen spitzen Winkel; bei der nun folgenden centripetalen Entwicklung geht dieser allmählig in einen rechten und schliesslich in einen stumpfen über; der Spross wandert vom Blatt nach und nach in die Blattachsel, und geht, wie ich später zeigen werde, manchmal ganz an den Stamm über, sodass er mit dessen Axe dann schliesslich einen sehr stumpfen Winkel oder gar eine Parallele beschreibt. — Kommt nun einer der auf die angegebene Weise angelegten Achselsprosse zur Entwicklung, was leicht künstlich durch Abschneiden des über ihm gelegenen Theiles des Mutterzweiges hervorzurufen ist, so wölbt er sich empor (Taf. XXXII, Fig. 2), bildet am äussersten Umfang einen Kranz von Haaren, und dann in normaler Weise Blätter, durchbricht die schützende Hülle und tritt nunmehr auch äusserlich in die Erscheinung.

Der Process der Wanderung des Vegetationspunktes in der Blattachsel findet in noch auffallenderer Weise statt bei *Rh. pendula*, einer Art, bei welcher an der Spitze langer, kräftiger Zweige dichte Büschel von kürzeren, schwächer entwickelten gebildet werden. Auch hier geht, wie bei allen Arten, die Anlage der Achselsprosse auf den Basen der Blätter vor sich (Taf. XXXIV, Fig. 1). Während nun die nach der Spitze der langen Zweige hin gelegenen sich emporwölben (Taf. XXXIV, Fig. 2), und bald Blätter bilden, bleiben die weiter unten am Spross befindlichen flach, erzeugen Haare und Borsten in centripetaler Richtung, und beschreiben nun allmählig jene Wanderung von der Blattbasis an den Stamm, wie sie oben für die axillären Vegetationspunkte von *Lep. radicans* geschildert wurde. Nur findet der Vorgang hier in viel auffallenderer Weise und mit dem Unterschiede statt, dass kein schützendes korkartiges Gewebe gebildet wird, sondern nur die Haare der Peripherie über den Vegetationspunkt hinwachsen (Taf. XXXIV, Fig. 3). Kork

wird zwar unter den Haaren und Borsten erzeugt, allein die unteren Zellen desselben erfahren nicht die Streckung, wie sie bei *Lep. radicans* gefunden wurde. Wie diese Vegetationspunkte sich weiter verhalten mögen, habe ich leider nicht untersuchen können, da mir ältere Stadien, als die dargestellten, fehlten. Ähnlich wie *Rhipsalis pendula* verhält sich *Rhipsalis conferta*. Auch hier wird kein geschlossenes Hüllgewebe erzeugt, sondern der Schutz für den Vegetationspunkt ebenfalls durch Haare hergestellt. Die Form des letztern ist bei dieser Pflanze in den späteren Zuständen nie so flach, wie bei ersterer Art, sondern stets schwach gewölbt. — *Rh. funalis* und die langen Sprosse von *Rh. Saglionis* stimmen dagegen in allen wesentlichen Zügen mit *Lepismium radicans* überein.

Höchst eigenthümlich sind die Vorgänge, welche bei *Rh. Cassytha* stattfinden. Am entwickelten Gliede liegt der Achselspross tief unten im Gewebe der Rinde (Taf. XXXIII, Fig. 8 bei a). Von der Blattachsel her führt zu ihm ein Strang verlängerter Zellen, deren Wände mässig verdickt sind; an seiner Basis entspringt ein Gefässbündel, das sich an den vom obern Blatt kommenden Rindenstrang b legt; bei c beginnt der Basttheil des dem normalen Holzkörper angehörenden Bündels. Unter stärkerer Vergrösserung gewahrt man hier einen den früher beschriebenen völlig gleich gebauten Vegetationspunkt, dem nur die Haare und Borsten fehlen, der dagegen in dem von der Blattachsel herkommenden Zellenstrang gleichsam zu hängen scheint. Auf seiner Oberfläche liegt eine Anzahl grösserer Zellen, und zwar meist so dicht, dass man die getrennten Contouren der einzelnen Elemente nicht mehr erkennen kann (Taf. XXXIII, Figg. 7 u. 8). Der Spross macht so den Eindruck eines endogen angelegten, allein auch er ist exogen entstanden. Auch hier geht am jungen Zweige die Einleitung zur Bildung des Achselsprosses auf der Basis des Blattes vor sich (Taf. XXXIII, Figg. 2 u. 3), doch mit dem Unterschiede, dass er sich gleich anfangs mehr innerlich ausbildet, und zwar, wie Fig. 3 lehrt, in einer schräg nach unten und einwärts gekehrten Richtung. Die Zelltheilungsvorgänge, durch welche der so angelegte Spross in seine spätere Lage kommt, sind sehr verwickelter Natur. Wie sich anatomisch verfolgen lässt, hört zunächst die Tangentialtheilung in den Elementen der inneren Rinde, d. h. innerhalb des Mantels, welchen man sich in die Axe hinein-denken kann, und auf welchem sämmtliche Achselsprosse gelegen

sind, auf, sie theilt sich nur noch durch Radial- und Horizontalwände; während sich die Zellen der äusseren Rinde, d. i. die ausserhalb jenes Mantels befindlichen, in lebhafter Weise nach allen Richtungen vermehren. Hieraus erhellt die tiefe Lage des Achsel sprosses in der Rinde. Doch könnte der geschilderte Vorgang allein genommen nur eine Lagenänderung in horizontaler Richtung bewirken; die in senkrechter stattfindende Verschiebung des Achsel sprosses ist damit nicht erklärt. Diese rührt vielmehr her von dem longitudinal verschieden gerichteten Wachsthum der von aussen nach innen folgenden Rindenpartieen, ein Wachsthum, das sich wohl construiren, nicht aber anatomisch verfolgen lässt. — Während die geschilderten Prozesse vor sich gehen, erfährt der Vegetationspunkt selbst noch eine weitere Veränderung in seiner Lage. Ursprünglich auf dem Blatt entstanden, geht er auch hier nach und nach in die eigentliche Blattachsel und schliesslich an den Stamm über, d. h. wir treffen ihn anfangs auf der Unterseite, dann tief unten, und schliesslich auf der Oberseite des engen Canales, welcher vom Blatt her in den Stamm hinabführt (vergl. die Figg. 2, 3, 4, 5 und 8 auf Taf. XXXIII). Der Vegetationspunkt erfährt hier also eine Lagenänderung analog der, welche bei den früher genannten Arten gefunden wurde; auch hier wandert er vom Blatt auf die Stammsseite. Der genannte Canal ist in den ersten Stadien weiter, dann verengert er sich immer mehr. Die ihn umgebenden Zellen theilen sich anfangs noch durch tangential gerichtete Wände; dann hört dieser Process auf, und nun dehnen sie sich stark in die Länge, während ihre Wände sich verdicken. Im fertigen Zustande ist von dem Canal nichts mehr zu erkennen; die umgebenden Zellen haben ihn völlig geschlossen. Einige der unteren, unmittelbar über dem Vegetationspunkte gelegenen Elemente des Stranges wölben sich einwärts (Taf. XXXIII, Fig. 6), theilen sich und stellen das Gewebe her, welches man im fertigen Zustande über dem Vegetationspunkte findet.

Die Sprosse dieser Pflanze haben sämmtlich ziemlich gleiche Länge, und stehen büschelweis an der Spitze des Mutterzweiges, während die Blüthen aus den seitlich gelegenen Achsel sprossen der Glieder entspringen. Kommt eine der letzteren zur Entwicklung, so verursacht sie einen tiefen klaffenden Spalt am Stamm, der, wenn die Blüthe abgefallen ist, völlig einer krankhaften Erscheinung gleicht. Dasselbe findet statt bei *Rh. funalis* var. *gracilis*, von der ich ein Exemplar in Kew-Garden sah, und ich zweifle



nicht, dass der Entwicklungsgang hier genau so ist, wie bei *Rh. Cassytha*.

Das nächst verwandte, aber in weit geringerem Grade ausgebildete Verhältniss zeigt *Rh. floccosa*. Auch hier wird die Achselsprossanlage zu beträchtlicher Tiefe in den Stamm versenkt, doch bleibt der dazu führende Canal offen. Am Grunde desselben entwickelt der Vegetationspunkt in centripetaler Folge Haare und Borsten, und erleidet hier dieselbe Lagenänderung, welche der des zuletzt genannten Falles beschrieb. Die den Canal auskleidenden Zellen bilden Korkgewebe.

Hiermit sind, wie ich glaube, die bei der Anlegung der exogenen Achselsprosse der *Rh. psalis*-Arten vor sich gehenden Erscheinungen im Wesentlichen erschöpft. Nicht alle Arten konnten in sämtlichen Entwicklungsstadien untersucht werden, doch lehrten einzelne, von fast allen Arten präparierte Zustände, dass die oben besprochenen Fälle als typische zu betrachten sind, an welche sich die übrigen in allen Hauptzügen anlegen.

Mit den beschriebenen Vorgängen ist aber die Sprossbildung in unserer Gruppe noch nicht beschlossen. Zu den Bildungen, welche im Obigen besprochen wurden, und welche sämtlich der Anlage nach exogen sind, kommen nun noch die endogen angelegten. Wenn der primäre, auf der Blattbasis gebildete Spross sofort, oder erst später, nachdem er an den Stamm verschoben war, zur weiteren Entwicklung gelangt, so ist damit der sprossbildenden Thätigkeit der Blattachsel noch kein Ziel gesetzt, sondern es entstehen in ihrem Gewebe neue Vegetationspunkte, welche in genau derselben Weise, wie die auf der Blattbasis entstandenen, zur Bildung von Blüten und vegetativen Sprossen verwandt werden. Daher kommt es, dass man in den Blattachsen der zweiflügligen Arten, ferner in den von *Rh. paradoxa*, *micrantha*, häufig zwei oder gar drei Sprosse findet; dass *Rh. floccosa*, *pentaptera* und andere Arten Blattachsen mit zwei, drei, ja vier Blüten aufweisen. — Die Verfolgung der ersten Anlage dieser endogenen Gebilde ist sehr schwierig, da die grosse Anzahl von Krystalldrüsen in den Zellen der Blattachsel die Herstellung genügend zarter Schnitte sehr erschwert. Die Bildung beginnt stets an dem mit Protoplasma dicht erfüllten Cambialtheile eines der Gefässbündel, welche schon, wie später ausführlicher gezeigt werden wird, in frühester Jugend unter dem primären Spross der Blattbasis angelegt werden, und sich im späteren Alter oft zu einem mächtigen

System entwickeln. Ob der Vorgang mit einer Zelle beginnt, oder ob er gleich von mehreren eingeleitet wird, ist mir zu beobachten nicht gelungen; ich habe stets nur eine Gruppe von Zellen gesehen. Anfangs sind diese mit den umgebenden grösseren Elementen der Rinde in innigem Gewebeverband; bald aber gewahrt man eine schärferé Umgrenzung der Gruppe an ihrer auf- oder auswärts gerichteten Seite, und dann völlige Trennung des kleinzelligen Vegetationspunktes von dem darüber gelegenen Gewebe. Soweit ausgebildet, kann derselbe in einen längeren Ruhezustand übergehen, und man findet derartige Sprossanlagen, zur Weiterentwicklung bereit, in älteren vernarbten Blattachsen fast immer und oft in einer Zahl von drei bis vier. Gelangen sie zu weiterer Ausbildung, so erzeugen sie auch hier zuerst an ihrer Peripherie einen Kranz von Haaren, und darauf in normaler Weise Blätter; sie durchbrechen dann die über ihnen gelegene Partie der Rinde, sowie die oft mächtig entwickelte, die ganze Blattachsel überziehende Kork- und Borkenlage, und treten nun erst äusserlich zu Tage. — Auf die beschriebene Weise werden sicher die meisten, wie ich aber vermuthet, sämtliche Blüthen älterer Sprosse von *Rh. paradoxa* (Taf. XXXV, Fig. 1), *floccosa*, *pentaptera*, *pachyptera*, u. A. angelegt. Ferner entstehen so alle vegetativen Zweige, welche aus den Achseln älterer Sprosse entspringen. Nach der Blüthen- resp. Fruchtbildung wird der nach dem Wegfall dieser stehengebliebene Basaltheil mit sammt seinen Gefässbündeln durch Korkgewebe von der darunter befindlichen Rinde getrennt, und in die Korkmasse eingebettet. Dasselbe geschieht mit den Blüthen und vegetativen Sprossen, welche zu Grunde gehen, ehe sie die Borke durchbrechen, in vielen Fällen wahrscheinlich in Folge des Widerstandes, den die letztere bereitet. Man findet die Reste solcher in der Entwicklung oft schon weit, hin und wieder bis zur Antherenbildung vorgeschrittener, dann aber im Wachsthum gestörter Blüthen nicht selten in den Blattachsen aller, zumal aber der grössern der mehrfach genannten Arten. Wurden die Blüthen nicht nahe der Oberfläche, sondern tiefer unten im Gewebe angelegt, so ragen auch ihre Reste, durch eine dichte Korklage von dem daran grenzenden gesunden Gewebe getrennt, tiefer in dasselbe hinein, und geben somit dem lebenskräftigen Theile der Blattachsel eine oft höchst unregelmässige Oberfläche. Diese erreicht im späteren Alter oft eine bedeutende Ausdehnung; bei den grösseren Arten, wie *Rh. paradoxa*, nicht selten einen Durch-

messer von 5 Mm. und darüber. Immer aber ist sie der Neubildung endogener Sprosse fähig, und erhält diese Zeugungskraft auch, so lange der Zweig lebt. In dem (in Fig. 1 auf Taf. XXXV) dargestellten Falle ist die ganze Blattachsel von einer dicken, schwarzbraun gefärbten Korklage, die zumal bei k eine mächtige Entwicklung erlangt hat, überdeckt; auf dem Kork stehen die collabirten Haare. Das Blatt a ist schon durch Kork vom Stamm geschieden und hat braune Farbe, ebenso die Borste b. Rechts oben in dem lebenskräftigen Gewebe die endogen entstandene Blütenanlage; g g Gefässstränge. Während der mittleren Altersstadien findet man die Sprossanlagen meist an der oberen, dem Stamm zugekehrten Seite der Blattachsel; im späteren Alter dagegen treten sie, wenn auch vorwiegend im innern und mittleren Theile, doch auch nicht selten im äussersten, dem Blatt zugewandten, auf. Der Umstand, dass in Zuständen mittleren Alters die im Innern angelegten Sprosse an der Stammseite der Blattachsel liegen, macht ihre Unterscheidung von den exogen gebildeten, aber von Hüllgewebe überdeckten und, wie oben gezeigt wurde, in dieselbe Lage verschobenen, oftmals äusserst schwierig. Das Hüllgewebe der letzteren kann sich noch mehrfach durch tangential wie radial gerichtete Wände theilen, sodass es eine drei-, vier- und sogar noch mehrschichtige Zelllage darstellt; nur die äussersten von diesen bilden Kork, während die unteren schwachen Chlorophyllgehalt führen. Auch die in jüngeren Zuständen leicht zu verfolgenden, über den Vegetationspunkt hinneigenden Zellreihen sind dann nicht mehr zu erkennen, und die Zellen selbst erhalten oft eine rundliche oder mehr abgeflachte Gestalt. Es scheint dann ganz so, als habe man eine an dieser Stelle endogen gebildete Sprossanlage vor sich. Bestimmte Kriterien, an denen man aus dem fertigen Zustande sofort auf die Entstehung der Sprosse schliessen könne, zu finden, ist mir trotz vieler darauf verwandten Mühe nicht gelungen. Sicher ist eine Sprossanlage in allen den Fällen endogen, wo die primäre, exogen angelegte zur Ausbildung gelangte, was sich stets aus der Struktur der Blattachsel erkennen lässt. Sie ist ferner bestimmt endogen, wenn sie sich im unteren Theile der letzteren findet, und endlich, wenn sie tiefer in der Rinde liegt, und das über ihr befindliche Gewebe durch Form und Inhalt sich deutlich als zu dieser gehörig zu erkennen giebt. — Die endogenen Sprosse wurden bei allen Arten mit Ausnahme von *Rh. Cassytha* und *salicornioides* beobachtet; bei ersterer scheinen

sie thatsächlich nicht vorzukommen. Ferner fand ich sie nicht an den kurzen Gliedern von *Rh. Saglionis* und *Rh. mesembryanthoides*, während sie an den langen Gliedern auftreten.

Soviel mir aus der Literatur bekannt, ist die Sprossbildung der Rhipsalideen noch nicht genauer beobachtet worden. Die einzige Bemerkung darüber finde ich bei Schacht<sup>1)</sup>. Nachdem derselbe über die „Flachstengel“ von *Ruscus*, *Phyllanthus* etc. gesprochen, fährt er fort: „Noch andere Pflanzen sind allein mit solchen Flachstengeln versehen, z. B. *Opuntia* und *Rhipsalis*. Bei beiden Pflanzen sprosst ein Flachstengel aus dem andern, und zwar bei *Rh. Swartziana* in der Regel aus Nebenknospen, welche im Gewebe unter dem abgestorbenen Vegetationskegel entstehen, und oft gesellig auftreten, während der Rand aus Achselknospen Blüten entwickelt. Bei *Opuntia ficus indica* entwickeln die Achselknospen sowohl neue Zweige als auch Blüten. Der Mittelnerv eines solchen Flachstengels der *Rhipsalis*, von dem Seitennerven zu den Achselknospen verlaufen, liesse sich als Hauptstamm desselben deuten, er ist mit einem normal gebildeten Gefässbündelkranz versehen, die Seitennerven würden alsdann Zweigen entsprechen, welche durch ein blattartiges Parenchym mit einander verbunden wären.“ Schacht war auf dem richtigen Wege, und würde den wahren Sachverhalt erkannt haben, wenn er die Sache genauer untersucht hätte. Was er bei *Rh. Swartziana* für den abgestorbenen Vegetationskegel hält, waren die der Spitze des Zweiges nahe stehenden Blattachseln; nie habe ich weder bei der genannten noch bei irgend einer Art der Gruppe endogene Sprosse an einem andern Orte, als in den Blattachseln entstehen sehen. Auch das ist nicht richtig, dass bei der bezeichneten Pflanze nur an der Spitze der Zweige vegetative Sprosse, aus den seitlichen Blattachseln dagegen Blüten gebildet würden. Wahr ist zwar, dass die meisten Laubsprosse nahe der Spitze des Mutterzweiges gebildet werden; es kommt aber auch häufig vor, dass sie aus tiefer unten, oft sogar nahe der Basis stehenden Blattachseln entspringen. Bei *Rh. rhombea* und *Rh. crispata* lassen sich Fälle beobachten, wo in fast jeder Blattachsel ein oder mehrere junge Zweige stehen, von denen aber meist die grössere Anzahl zu Grunde geht und nur eine kleinere zur Entwicklung kommt. —

1) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Zweiter Theil. pag. 26 u. 27.

Auch seine Anschauung von dem morphologischen Werth der Flachstengel weicht wesentlich ab von der von mir oben entwickelten.

Die im Vorstehenden beschriebenen Sprossbildungen beanspruchen sowohl in morphologischer wie in biologischer Beziehung einiges Interesse. Bei den exogen angelegten ist nicht sowohl der Ort ihrer Entstehung, als auch vor Allem die einseitig centripetale Entwicklung unter Erzeugung von Haaren und Borsten, dann die allmähliche Wanderung von der Blattbasis in die Blattachsel und von da an den Stamm; und endlich die Ueberwallung des Vegetationspunktes durch Korkgewebe von höchst eigenthümlicher Natur. Ferner bietet die Verschiebung der blattbürtigen Sprosse bei *Rh. floccosa* und zumal bei *Rh. Cassytha*, wodurch bei letzterer Pflanze scheinbar endogen angelegte Sprosse hergestellt werden, eine auffallende Erscheinung dar. — Physiologisch wird durch beide Processe, durch die Verschiebung der Sprossanlagen in das Gewebe der Rinde, wie durch die Einhüllung derselben durch Korkgewebe, dasselbe erreicht: in beiden Fällen ein Schutz für den zarten Vegetationspunkt hergestellt, und in augenfälliger Weise gezeigt, wie verschiedene Wege die Natur selbst bei morphologisch so nahe verwandten Pflanzen einschlagen kann, um die der Blätter und Knospenschuppen entbehrenden Sprossanlagen gegen äussere schädliche Einflüsse zu schützen, und auf längere Zeit zu stets bereiter Weiterentwicklung aufzubewahren.

Von nicht geringerem Interesse sind die später in der Blattachsel endogen gebildeten Sprosse, und das Verhalten der älteren Blattachsel überhaupt. Wie oben gezeigt, stellt dieselbe einen Bildungsheerd dar, der, so lange der Zweig lebt, auf unbegrenzte Zeit der Erzeugung von Blüthen und vegetativen Sprossen fähig ist, und so in ausreichendster Weise für die Erhaltung der Art sorgt. — Die endogen gebildeten Sprosse selbst führen uns schliesslich noch zur Erörterung der mit der Bezeichnung „adventive“ Bildungen verbundenen Begriffe, welche bei den verschiedenen Autoren nicht übereinstimmen. Nach Hofmeister<sup>1)</sup> ist jede Neubildung als adventiv zu bezeichnen, wenn sie an einem von dem apicalen Vegetationspunkte entfernten Orte, dessen Elemente schon in den Zustand des Dauergewebes übergetreten sind, vor sich geht. Nach ihm sind auch die in regelmässiger Folge angelegten endogenen Sprosse der Equiseten als adventiv zu betrachten.

---

1) Allgemeine Morphologie, pag. 421 ff.

— Verschieden hiervon hält Sachs<sup>1)</sup> nur diejenigen Bildungen für adventive, welche fern vom Vegetationspunkte an allen Theilen der Pflanze vor sich gehen können, aber in ihrem Auftreten keine Regelmässigkeit zeigen. Nach dem erstgenannten Autor wären die endogen entstandenen Sprosse der Rhipsalideen sicher zu den adventiven zu zählen; nach der Sachs'schen Erklärung dagegen würde diese Bezeichnung nicht zutreffen. Denn erstens ist der Ort ihrer Entstehung ein ganz bestimmter, die Blattachsel, wenn auch innerhalb dieser nicht näher angebbar; sodann sind die an der Spitze älterer Zweige der zweiflügligen und mehrkantigen Arten endogen angelegten Sprosse für den architektonischen Aufbau der Pflanze ebenso wichtig, wie die andern Orts an gleicher Stelle exogen erzeugten; endlich ist die morphologische wie physiologische Bedeutung der bei einzelnen Arten endogen gebildeten Blüthen zu bedenken, deren Entstehungsort sich zwar in Bezug auf gewisse Blattachsen nicht angeben lässt, der aber doch insofern ein bestimmter ist, als man behaupten kann, dass von den Blattachsen eines bestimmten Sprosses eine grössere oder geringere Anzahl sicher Blüthen produciren wird. Die Erwägung dieser Gründe gestattet es nicht, die genannten endogenen Bildungen als adventive im Sinne Sachs's zu betrachten. Mir erscheint es passender, sie als wahre Mittelformen zwischen denjenigen Nebenachsen aufzufassen, welche bei ihrem Auftreten stets an Blätter gebunden sind, den Achselknospen, und den Bildungen, welche ganz unabhängig von den Blättern in regelloser Weise an irgend welchen Theilen der Pflanze entstehen. Denn mit den meisten der letzteren haben die genannten Sprosse der Rhipsalideen die endogene Anlage überein, während sie gleich den ersteren stets an die Blätter gebunden sind. Wie schon bemerkt, entstehen sie an keinen andern Orten als den genannten, nie an den Gefässbündeln des Internodiums, obwohl das saftreiche Gewebe der Rinde ihrem Durchbruch ungleich weniger Hinderniss darbieten würde, als die im Alter meist mächtige Borkenlage der Blattachsel.

Hieran will ich noch einige Bemerkungen über die spätere Verzweigung und das Verhalten der Terminalspitze der Rhipsalideen knüpfen. Es finden sich in der Gruppe zweierlei Wachsthumsmoden, der des begrenzten und der des unbegrenzten. Der erstere

1) Lehrbuch, III. Aufl., pag. 155 ff.  
Jahrb. f. wiss. Botanik. IX.

hat seine Vertreter in sämtlichen Arten des Genus *Rhipsalis*, der zweite in denen der Gattung *Lepismium* und, wie ich mit Bestimmtheit vermuthete, in *Pfeiffera cereiformis*. Die letztere hat einen vollkommen *Cereus*-artigen Bau, Borsten, die fast Stacheln darstellen, Areolen auf fleischigen Vorsprüngen der geraden Zeilen, — kurz, gleicht habituell so vollkommen einem *Cereus*, dass ich nicht daran zweifle, dass auch ihre Terminalspitze wie die der echten *Cereastreen* ein unbegrenztes Wachsthum besitzt. Sicher unbegrenztes Wachsthum kommt in der Gattung *Lepismium* vor, deren Arten sich im Habitus mehr den *Rhipsalis* nähern und häufig diesen beigezählt worden sind. Am leichtesten lässt sich der Vorgang bei dem rasch wachsenden und sich viel verzweigenden *Lep. radicans* beobachten. Alle Sprosse dieser Pflanze haben die Fähigkeit, nach der Ruheperiode von Neuem auszuwachsen und Blätter bilden zu können; allein nicht alle machen von dieser Fähigkeit Gebrauch. Geschieht dies aber, so trifft man in der Mitte der oft breiten Spitze des Gliedes einen kleinen Vegetationspunkt als gerade Fortsetzung der Axe. In einem der beobachteten Fälle war das viertjüngste Blatt, das noch vor der Ruhezeit angelegt, während dieser aber verletzt und in Folge dessen in seinem obern Theile gebräunt war, an seiner Basis von neuem in Wachsthum übergegangen und hatte nun die Anlage des Achselsprosses erzeugt. Weiter fand sich, dass wegen des geringen Raumes, den die jungen Blätter einzunehmen gezwungen waren, die an den Basen derselben gebildeten Sprossanlagen nicht geneigt, sondern parallel dem vertical verlaufenden Rücken der zunächst nach innen folgenden Blätter gestellt waren, und somit ihre Wachsthumaxe eine senkrechte Richtung zu der des Muttersprosses hatte. — Anders ist es nun im Genus *Rhipsalis*: hier haben sämtliche Sprosse begrenztes Wachsthum; wenn einmal erloschen, geht ihr Vegetationspunkt nie von neuem in Thätigkeit über. Bei den meisten Arten verwandelt sich derselbe, nachdem er eine je nach diesen zwischen verschiedenen weiten Grenzen schwankende Anzahl von Blättern erzeugt hat, in Dauergewebe; seine Zellen nehmen Form, Grösse und Inhalt der benachbarten Rindenzellen an; so bei *Rh. funalis*, *Cassytha*, *Saglionis*, *mesembryanthoides*, u. s. w. Hiervon ganz verschieden ist aber das Verhalten von *Rh. conferta*, bei welcher sämtliche Zellen des Vegetationspunktes in Haare auswachsen, dieser also seine Thätigkeit mit der Erzeugung von Sprossungen niederster Dignität einstellt. Ist die Haarbildung vor sich gegangen, die

Stammspitze aber noch von Blättern umhüllt, so zeigt diese auf dem Längsschnitt eine kesselartige Vertiefung, welche von Haaren ganz erfüllt ist, und an ihrem Umkreis die Achselsprossanlagen führt, die unter den Haaren ganz versteckt sind. Wie es scheint, ist der Vorgang ähnlich bei den kurzen Sprossen von *Rh. pendula*, doch konnte ich an dem Material, das mir zur Verfügung stand, die Sache nicht entscheiden. Ob sich *Rh. salicornioides* hinsichtlich der Haarbildung am Vegetationspunkte auch an *Rh. conferta* anschliesst, oder ob hier in der Mitte eine kleine Gruppe von Zellen bleibt, die sich einfach in Dauergewebe verwandelt, muss ich ebenfalls dahin gestellt sein lassen.

Bei den meisten Arten beginnt, nachdem der junge Spross eine Anzahl von Blättern gebildet hat, an der Basis auch gleich seine Ausbildung; die unteren Blätter rücken auseinander, der Stamm verdickt sich unten, während er an der Spitze weiter wächst und neue Blätter bildet. Diese Art des Wachsthumms ist die bei weitem häufigste. Sie findet sich bei den *Lepismium*-Arten; unter den *Rhipsalis* bei sämtlichen mehrkantigen und zweiflügligen Formen, ferner bei *Rh. pendula*, *Saglionis* und *mesembryanthoides*. Doch zeigt hiervon *Rh. paradoxa* eine kleine Modification. Während nämlich bei den übrigen der erwähnten Formen die Streckung des Stammes schon in den jüngsten Internodien beginnt, unterbleibt sie bei der genannten Art zwischen einer grösseren Anzahl der jungen Blätter. Dagegen geht das Dickenwachsthum der Axe schon sehr früh vor sich, sodass die jüngsten und nächstfolgenden Blätter, den Vegetationspunkt überwölbend, einem queren Stammstück inserirt erscheinen.

Abweichend verhält sich, wie schon früher erwähnt, *Rh. funalis*, der sich *Rh. conferta* anschliesst. Bei beiden werden in rascher Folge sämtliche Blätter angelegt und fast vollständig entwickelt, ehe stärkeres internodiales Wachsthum stattfindet. Erst wenn das Spitzenwachsthum des Sprosses aufgehört hat, beginnt das interfoliare, und zwar bei ersterer Pflanze in der erwähnten auffallend unregelmässigen Weise.

Eigenthümlich in ihrer Ausbildung ist *Rh. salicornioides*. Nachdem der junge Spross seine Blätter gebildet hat, beginnt der unterste Theil sich ausserordentlich in die Länge zu strecken, den oberen, anfangs nur wenig verdickten, an seiner Spitze tragend. Nun erst beginnt das weitere Dickenwachsthum des letzteren, bis schliesslich die auffallende, dieser Art eigenthümliche Form er-



zeugt wird, welche einer umgekehrten Flasche mit sehr langem Halse gleicht.

Die Verzweigung der Rhipsalideen ist meist eine apicale; die Seitensprosse stehen entweder nur auf dem abgeflachten Scheitel des Muttersprosses, oder auf ihm und zugleich in den Achseln der nächst unteren Blätter; seltener in den von tiefer stehenden, und nur bei einer Art in den aller Blätter. Das erstgenannte Verhältniss findet sich am klarsten ausgesprochen bei *Rh. salicornioides* und *Rhipsalis Lagenaria*; nur diejenigen Achselsprosse kommen zur Entwicklung, welche auf den Basen der auf dem Scheitel des Gliedes stehenden Blätter erzeugt werden. Aehnlich, aber häufigere Ausnahmen zeigend, ist das Verhältniss bei *Rh. funalis*, *Rh. conferta*, *Rh. pentaptera* und *Rh. Cassytha*. Da bei diesen Pflanzen sämtliche Sprosse zugleich eine ziemlich gleiche Länge besitzen, so macht das Verzweigungssystem einen bestimmten, typischen Eindruck. Auf dem Scheitel und ihm genähert stehen die Seitentriebe bei *Rh. pendula*, *Rh. micrantha*, *Rh. Saglionis*, *Rh. paradoxa* und sämtlichen zweiflügligen Arten. Doch kommen, wie schon früher erwähnt, bei den letztgenannten Ausnahmen sehr häufig vor, ebenso bei *Rh. Saglionis*. Am weitesten von allen übrigen Arten weicht *Rh. mesembryanthoides* ab, die sich sonst an *Rh. Saglionis* schliesst, und wie diese lange und kurze Sprosse besitzt. Während aber bei letzterer, wie erwähnt, vorwiegend nur die der Spitze des Gliedes nahen Seitentriebe zur Ausbildung kommen, entwickeln die langen Glieder von *Rh. mesembryanthoides* normal aus der Achsel jedes Blattes einen Seitenspross, und stehen hierin unter sämtlichen Arten ganz isolirt da. — *Pfeiffera cereiformis* und die Arten der Gattung *Lepismium* schliessen sich hinsichtlich der Verzweigung an die *Rhipsalis*-Arten mit mehrkantigen Gliedern; auch bei ihnen sind Ausnahmen von der Regel sehr häufig.

### Systematische Anordnung der Rhipsalideen.

Um die Uebersichtlichkeit zu erleichtern, und Wiederholungen zu vermeiden, will ich die nun folgende Schilderung der Anatomie des Stammes, des Baues der Epidermis, u. s. w. gleich an die systematischen Gruppen und Arten knüpfen, und zu diesem Zweck eine kurze Uebersicht der letzteren vorausschicken.

Die Cacteen-Gruppe der Rhipsalideae umfasst nach der Um-

grenzung, welche ihr der Fürst Salm-Dyck<sup>1)</sup> gegeben, drei Genera: *Rhipsalis* Gärtn., *Lepismium* Pfr. und *Pfeiffera* Salm. Die Hauptmerkmale, auf welche die Gruppe begründet ist, bestehen in Folgendem. Die Blumenkrone ist, wie in der Abtheilung der *Cacteae rotatae* überhaupt, scheibenförmig ausgebreitet; Blätter sind vorhanden, aber auf kleine Schuppen reducirt; der Fruchtknoten ragt hervor und ist von dem verwelkenden Perigon gekrönt.

Die charakteristischen Unterscheidungsmerkmale in Bezug auf Blüten- und Fruchtbau der drei Gattungen gipfeln im Nachstehenden:

**Rhipsalis:** Perigon ohne alle röhrenartige Verlängerung; Perigonblätter rosenförmig-ausgebreitet. Beere glatt, erbsenförmig.

**Lepismium:** Perigon eine sehr kurze Röhre über dem Fruchtknoten bildend; Perigonblätter nicht ganz ausgebreitet, sondern etwas mehr aufrecht gestellt. Beere birnförmig, glatt, anfangs fast versteckt, erst später hervorragend.

**Pfeiffera:** Perigon eine kurze Röhre über dem Fruchtknoten bildend; Perigonblätter nicht ganz ausgebreitet, sondern trichterförmig offen. Beere kugelförmig, mit kleinen stachelführenden Kissen besetzt, von Anfang an hervorragend.

Als wichtig ist hervorzuheben, dass die Form des Perigons der beiden letztgenannten Gattungen, sowie der Bau der Frucht von *Pfeiffera* die typisch gebauten *Rhipsalis* auch in der Blütenregion mit den *Cereastreen* verbinden. Der Uebergang zu diesen wird noch mehr vermittelt durch den vollkommen *Cereus*-artigen Bau des Stammes von *Pfeiffera*, und das potentiell unbegrenzte Wachsthum der Sprossae von *Lepismium*, das aber nur bei einem Theil der Glieder in die Erscheinung tritt, während bei den wahren *Cereastreen* jeder Stamm einen auf unbegrenzte Zeit der Neubildung fähigen Vegetationspunkt besitzt, und auf der andern Seite die echten *Rhipsalis*-Arten ein streng begrenztes Wachsthum haben. — Diese Thatsache ist bisher von den Systematikern gänzlich übersehen worden; sie bildet ein neues und wichtiges Moment für die Anordnung der hierher gehörigen Bildungen. Eine eingehende Untersuchung und längere Beobachtung mancher *Cereus*-Arten dürfte die Anzahl der Mittelbildungen zwischen den *Cereastreen* und *Rhipsalideen* noch beträchtlich vermehren. Nach den vorstehend angeführten Thatsachen würde also die Gattung *Pfeiffera* gleichsam den Anfang, die Einleitung zur Bildung der Gruppe

1) cf. Salm-Dyck, *Cacteae in Horto Dyckensi cultae*. Bonnae 1850. pag. 58 ff.

der Rhipsalideae, das Genus *Lepismium* den weiteren Fortschritt, und *Rhipsalis* selbst endlich den Höhenpunkt darstellen.

Die Gattung *Pfeiffera* besteht nur aus einer einzigen Art, *Pf. cereiformis* S., deren äussere Erscheinung im Vorstehenden genügend erörtert ist.

Das Genus *Lepismium* umfasst nach Salm vier Formen, *L. commune* Pfr., *L. Myosurus* Pfr., *Knightii* Pfr. und *laevigatum* S., von denen er die beiden letzteren nur als Varietäten von *L. Myosurus* betrachtet. Von den Genannten Material zur Untersuchung zu erlangen, ist mir nur bei *L. Knightii* gelungen; doch ist nach den Beschreibungen anzunehmen, dass die sämtlichen Arten ihr sehr gleichen. Dagegen stand mir eine andere Art, die sich in den botanischen Gärten von Kew und Berlin befindet, und der Angabe nach noch nie geblüht hat, reichlich zur Verfügung. Obwohl den oben genannten Formen sehr ähnlich, stimmt sie doch mit keiner Beschreibung derselben völlig überein, und mag deshalb mit einem eignen Namen belegt werden und *Lep. radicans* heissen. Ihre Sprosse sind meist zweiflügelig, was bei keiner der aufgeführten Arten vorkommen soll; daneben treten häufig drei-, seltener vierkantige Glieder auf, ohne dass aber eine bestimmte Folge derselben zu beobachten wäre. Ferner rechne ich hierher eine eigenthümliche Pflanze, die zuerst von Lemaire als *Cereus lumbricoides*, später von Otto des Baues der Blüthe halber als *Rhipsalis sarmentacea* beschrieben worden ist. Leider habe ich die Pflanze blühend nie gesehen, und zur Untersuchung nur ein winziges Exemplar erhalten. Allein die äussere Erscheinung ist *Cereus*-artig und weicht weit ab von den Formen der Gattung *Rhipsalis*. Der Stengel ist stumpf-kantig, mit zahlreichen Borsten in den Blattachseln besetzt, kriecht und bildet, wie die *Lepismien*, zumal *L. radicans*, zahlreiche Adventivwurzeln. Die bedeutungsvollen anatomischen Merkmale werden später ihre Besprechung finden. Die Pflanze steht sicher den *Lepismien* näher, als den *Rhipsalis*, dürfte vielleicht aber ein eignes, den übrigen coordinirtes Genus darstellen. Da mir jedoch zur Begründung eines solchen die genauere Kenntniss der Blüthe mangelt, so will ich sie vorläufig als *Lepismium sarmentaceum* bezeichnen. Die Gattung *Lepismium* würde dann zwei Gruppen umfassen, deren erstere *Cereus*-artig gebaut wäre und Glieder mit nur sehr schwach vorspringenden Kanten besässe; hierher das einzige *Lep. sarmentaceum*; deren zweite dagegen nur aus solchen Arten bestände, welche Sprosse mit zwei, drei, vier oder fünf

scharf vorspringenden Kanten besitzen; hierher alle übrigen Formen.

Es bleibt nun noch das Genus *Rhipsalis* Gärtn. übrig. In Bezug auf die äussere Gestaltung zeigt dasselbe eine weitgehende Verschiedenheit, auf Grund deren Pfeiffer<sup>1)</sup> die Gattung in vier Untergruppen spaltete, zu denen Salm-Dyck noch eine fünfte fügte. Diese sollen zunächst kurz besprochen und die zu ihnen gehörigen Arten aufgezählt werden.

I. *Alatae*. Stengel und Aeste glatt, blattartig verbreitert, am Rande gekerbt, mit einem starken Mittelnerven versehen.

*Rh. ramulosa* Pfr.; *Rh. rhombea* Pfr.; *Rh. crispata* Pfr.;  $\beta$  *latior* S.;  
*Rh. platycarpa* Pfr.; *Rh. pachyptera* Pfr., *Rh. carnosa* Vöcht.;  
*Rh. Swartziana* Pfr.

II. *Angulosae*. Stengel und Aeste 3—5 kantig; die Flächen zwischen den Kanten eben oder tief gefurcht.

*Rh. pentaptera* Pfr.; *Rh. paradoxa* S.; *Rh. trigona* Pfr.; *Rh. micrantha* DC.

III. *Teretes*. Stengel und Aeste rund, mehr oder weniger büschelartig gestellt, verlängert, mit weit entfernten Schuppen versehen.

*Rh. conferta* S.; *Rh. fasciculata* Haw.; *Rh. funalis* S.,  $\beta$  *minor* Pfr.;  
*Rh. floccosa* S.; *Rh. Cassytha* Gaertn.; *Rh. pendula* Vöcht.

VI. *Sarmentosae*. Die einzige Art dieser Gruppe wurde oben zu *Lepismium* gestellt.

V. *Articuliferae*. Stengel unten stielrund; die Aeste gegliedert oder gliedertragend; die Glieder mit seitlichen oder endständigen Blüten.

a. Mit seitenständigen Blüten.

*Rh. mesembryanthoides* Haw.

b. Mit terminalen Blüten.

*Rh. Saglionis* Lem. *Rh. salicornioides* Haw.  $\beta$  *ramosior* S.  
*Rh. Lagenaria* Vöcht.

Diese Eintheilung ist im Ganzen richtig, allein nicht alle Gruppen sind als gleichwerthig zu betrachten, und die sonst charakteristischen Merkmale haben an den Grenzen der Gruppen keine Bedeutung.

Ehe ich zum Beweise dieser Behauptung übergehe, will ich noch eine Bemerkung vorausschicken. Der Gebrauch der Ausdrücke Stengel und Aeste (*caulis et rami*) bei Salm hat nur für gewisse Formen Geltung, für andere dagegen keine. Morphologisch sind

1) L. Pfeiffer, *Enumeratio diagnostica Cactearum*. Berol. 1837. pag. 129 ff.

alle Glieder gleich. Während sie aber bei den einen Arten auch noch im fertigen Zustande völlig gleich gebaut sind, erscheinen sie bei anderen in verschiedener Gestalt, offenbar zum Zweck der Verrichtung verschiedener physiologischer Functionen, Wie schon Eingangs erwähnt, ist dies Verhältniss sehr klar ausgesprochen bei *Rh. Saglionis*, und fast noch schärfer bei *Rh. mesembryanthoides*. Hier hat die Bezeichnung Stengel und Aeste Bedeutung, die aber schwindet, sobald sämtliche Glieder gleichgebaut sind, wie bei *Rh. conferta*, *funalis*, *salicornioides*, *Cassytha* etc.

Ich will nun mit der ersten Gruppe, der der *Alatae*, beginnen. Die genauere Betrachtung lehrt, dass auch die hierher gehörigen Arten zweierlei Sprossformen besitzen, was zumal bei *Rh. crispata* und *rhombea* in die Augen fällt. Die grössere Zahl der Glieder hat zwei breite Flügel, welche ihnen eine blattartige Gestalt ertheilen. Diese Sprosse sitzen meist an längeren, deren Flügel schmaler aber in der Regel in grösserer Zahl, meist zu drei, auch wohl vier, fünf oder gar noch mehr vorhanden sind. Die Holzbildung dieser Glieder ist meist schon der Anlage, d. h. der Zahl der Gefässbündel nach, entwickelter, als die der blattartigen. Dabei findet man, dass die kurzen Sprosse ausser aus langen wohl aus kurzen, dass nie aber aus kurzen lange hervorstossen, sondern dass diese immer wieder an langen befestigt sind. Die letzteren stellen das Gerüst dar, welches die kürzeren breiten Glieder trägt, die der Einwirkung des Lichtes eine grössere Fläche darbieten, und somit mehr geeignet sind, die Functionen der Blätter zu verrichten. Doch finden sich zwischen beiden Sprossformen zahlreiche Mittelbildungen; überhaupt macht das Ganze noch den Eindruck des Werdenden, nach einem bestimmten Ziele Hinstrebenden, das nur erst theilweise erreicht ist. Am weitesten ist das beschriebene Verhältniss ausgebildet bei den beiden vorhin genannten Arten; in etwas geringerem Maasse bei den fleischigen Formen, wie *Rh. pachyptera* und *Rh. Swartziana*, doch ist es auch hier noch unschwer erkenntlich. — Die besprochenen längeren Glieder, welche mehr als zwei schmale Flügel besitzen, bilden aber den directen Uebergang dieser Gruppe zu der der *Angulosae*, und lassen jede Trennung als künstlich erscheinen. Die *Alatae* stellen gleichsam nur *Angulosae* dar, welche zum Zweck der besseren Vollziehung derjenigen Functionen, welche sonst den hier verloren gegangenen Blättern zukommen, blattartige Sprossformen erzeugt haben. Eine wahre Mittelbildung zwischen beiden Gruppen stellt, wie ich nach

ihrer Beschreibung vermuthet, *Rh. trigona* dar; doch ist es mir trotz aller darauf gerichteten Bemühungen nicht gelungen, Material von derselben zu erlangen.

Was nun die zweite Gruppe selbst betrifft, so hat sie ihre typischen Vertreter in *Rh. paradoxa* und *Rh. pentaptera*. Bei der letzteren springen die Kanten weit flügelartig vor; bei der ersteren sind sie sehr verschieden. Je nachdem sie schärfer oder stumpfer geformt sind, und die Blattstellung des Sprosses eine einfache oder complicirtere ist, nähert sich sein Querschnitt mehr der Gestalt eines Dreiecks, oder ist zwischen den Kanten buchtig ausgeschweift. Die Glieder von *Rh. pentaptera* sind meist von ziemlich gleicher Länge, während die der Sprosse von *Rh. paradoxa* zwischen weiten Grenzen schwankt, ohne dass sich aber hierin bestimmte Beziehungen erkennen liessen. — An die genannten Arten mit charakteristischer Bildung schliesst sich nun eine weitere werthvolle Form, welche den Uebergang der zweiten Gruppe zur dritten, der der *Teretes*, darstellt, *Rh. micrantha*. Bei ihr sind die Kanten sehr stumpf, die Furchen nur wenig ausgebildet, sodass die Pflanze schon der äussern Form nach ein wahres Mittelglied zwischen beiden Gruppen bildet, eine Thatsache, die aus später anzuführenden anatomischen Verhältnissen noch mehr erhellen wird.

Damit wären wir zur dritten Gruppe gelangt, die alle Arten umfasst, welche stielrunde Sprosse besitzen, und zu der ich ausser den Formen, welche Pfeiffer und Salm als zu ihr gehörend aufgeführt haben, auch noch die der 5ten Gruppe, der *Articuliferae*, zähle, da die Glieder ihrer Arten rund sind und die Verschiedenartigkeit der Sprosse allein nicht berechtigt, die betreffenden Arten isolirt von den verwandten hinzustellen. Wohl aber haben sie den Werth bestimmter Typen innerhalb ihrer Gruppe, und als solche kann man sie, wenn auch in anderer Form, als in der der genannten Autoren, zusammenfassen.

Der erste dieser Typen enthält dann alle Arten, welche nur gleichgebaute und überall gleichgeformte Glieder besitzen. Hierher gehören die Arten *Rh. conferta*, *Rh. fasciculata*, *Rh. funalis*, *Rh. floccosa*, *Rh. Cassytha* und *Rh. pendula*.

Der zweite Typus zeichnet sich dadurch aus, dass die zu ihm gehörenden Arten zweierlei Sprossformen besitzen: längere, schlanke, relativ dünnere, die den Stamm repräsentiren, und kurze, fleischigere, welche aus jenen hervorsprossen. Zu diesem Typus zählen zwei Arten: *Rh. Saglionis* und *Rh. mesembryanthoides*.

Zum dritten Typus endlich gehören diejenigen Arten, deren Sprosse zwar unter sich gleich gebaut sind, die aber selbst an verschiedenen, aber bestimmten Orten eine differente Ausbildung erhalten. Hierher gehören *Rh. salicornioides* nebst Varietäten und *Rh. Lagenaria*, die sich dadurch auszeichnen, dass sie Glieder mit einem unteren, dünnen, stielartigen, und einem oberen verdickten, fleischigeren Theile besitzen. Vom einzelnen Spross könnte man sagen, dass die Functionen, die im vorigen Typus an verschiedenen gestaltete Glieder gebunden waren, hier von demselben Gliede, aber an verschiedenen Orten desselben vollzogen werden; dass der untere stielartige Theil des Sprosses dem langen Gliede des vorigen Typus, der obere fleischige Theil dem kurzen Spross entspreche; eine Anschauung, die aber für das ganze Sprossystem keine Geltung hat.

Von den beschriebenen Typen ist der erste von dem zweiten keineswegs scharf getrennt, sondern auch hier findet sich eine Mittelform, die in *Rh. pendula* repräsentirt ist. Diese Pflanze, von der sich ein stattliches Exemplar in Kew-Garden unter der Bezeichnung *Rh. Cassytha* befindet, hat längere, oft sehr lange kräftige Glieder mit starker Holzbildung; aus ihnen hervor sprossen dünnere, freudiger grüne, kürzere Sprosse, die schwächere Holzbildung besitzen und, bogenförmig herabhängend, dem ganzen Sprossystem ein gefälliges Ansehen ertheilen. Doch ist der Unterschied zwischen beiden Formen noch nicht soweit ausgebildet, wie es bei den typischen Formen der *Articuliferae* der Fall ist; auch steht die Pflanze den übrigen Merkmalen nach den Arten des ersten Typus näher, als den des zweiten.

Eine isolirte Stellung nimmt der dritte Typus ein; es ist wenigstens unter den bis jetzt bekannten *Rhipsalis*-Arten keine vorhanden, welche die directe Verbindung zwischen ihm und einer der übrigen Formengruppen herstellte. Zwar ist der Unterschied zwischen oberem und unterem Stammtheil bei *Rh. Lagenaria* weniger ausgebildet, als bei *Rh. salicornioides*; ja es kommen hin und wieder bei ersterer Pflanze Glieder vor, welche überall gleich gebaut sind; allein dies giebt noch keinen Fingerzeig hinsichtlich der Stellung des Typus. Wichtiger sind gewisse eigenthümlich geformte Sprosse, welche überall gleich gebaut, mit (meist 5) geraden oder schwach geneigten Zeilen versehen sind, und aus deren Blattachsen reichlich lange Borsten hervorsprossen, während diese bei den normal geformten Gliedern nur klein und kaum sichtbar sind.

Solche Sprosse habe ich in mehreren Fällen beobachtet, sowohl bei *Rh. salicornioides* var. *gracilior* in Kew-Garden, wo sie an einem Exemplar dieser Pflanze fast regelmässig mit den normalen Gliedern abwechselten, an anderen aber gänzlich fehlten; wie auch bei kräftigen Formen (vielleicht auch einer Varietät) von *Rh. salicornioides*, bei welchen die Areolen auf kleinen Kissen sassen, sodass die Glieder einen mehr *Cereus*-artigen Habitus hatten. Welche Bedeutung diese Glieder haben, ob sie vielleicht Rückschlagsbildungen darstellen, kann ich auf Grund meiner bisherigen Beobachtungen nicht entscheiden. Es wäre möglich, dass diese Glieder, deren fernere Untersuchung ich mir angelegen sein lassen werde, die genauere Stellung des dritten Typus bestimmten, ihn vielleicht gar zu einer eignen Gruppe erhöhen. So lange hierfür aber nicht der Beweis gegeben ist, ziehe ich es vor, ihn in die dritte Gruppe einzureihen, jedoch getrennt von dem zweiten Typus hinzustellen, da die Formen desselben mit ihm nichts gemein haben.

Mit den besprochenen Verschiedenheiten in der äusseren Form gehen die wichtigsten inneren Strukturveränderungen Hand in Hand. Nicht nur jede Gattung, und innerhalb dieser jede Gruppe und jeder Typus, auch jede Art hat einen ihr eigenthümlichen anatomischen Bau. Der Umfang des Markes, die Zahl der Gefässbündel, die elementare Zusammensetzung derselben, der Bau der Rindenbündel — kurz, Alles zeigt bei den einzelnen Arten eine spezifische Structur. Von besonderem systematischen Werthe ist aber das theils ganz anomal gebaute Hautgewebe. Die Richtung der Spaltöffnungen wird zum generischen Merkmal; das Vorhandensein oder Fehlen von Vorhöfen ist an Gruppen gebunden; die Form der äusseren Epidermiswände, ob sie flach oder wellig erhaben, erweist sich bei Gruppen und Arten als eigenthümlich und streng constant. Die Erörterung dieser Verhältnisse soll uns zunächst beschäftigen und zwar mit dem Hautgewebe begonnen werden.

### Das Hautgewebe.

**Pfaffera cereiformis** S. Die Richtung des Spaltes der Stomata ist horizontal (den Stamm aufrecht und die Stammspitze nach oben gedacht.) Die Aussenwände der Epidermiszellen sind sehr wenig gewölbt, die Seitenwände dagegen vielfach wellig hin und her ge-



bogen (Taf. XXXIV, Figg. 4 u. 5). Das Hypoderma besteht aus einer Zelllage, deren Elemente polyedrische Form, und zumal in den Ecken stärker verdickte Wände haben.

**Lepismium** Pfr. Die Lagerung der Spaltöffnungen ist vertical (im obigen Sinne), wenigstens der weit überwiegenden Mehrzahl nach. Abweichungen kommen, besonders bei *Lep. Knightii*, vor, allein sie sind nur als Ausnahmen von der Regel zu betrachten. Das Hypoderma ist einschichtig, polyedrisch oder longitudinal schwach verlängert und hat mässig verdickte Wände.

Die drei von mir untersuchten Arten weichen, wie die Figuren zeigen, nur wenig von einander ab. Die Seitenwände der Epidermiszellen bei *L. radicans* sind schmal, verlängert, theils gerade, theils wenig gebogen (Taf. XXXV, Figg. 4 u. 5); die von *L. sarmentaceum* sind etwas kürzer (Taf. XXXIV, Figg. 6 u. 7); die von *L. Knightii* endlich sind noch kürzer und stärker wellig gebogen (Taf. XXXV, Fig. 6 und Taf. XXXVI, Fig. 1). Bei allen Arten sind die nachträglichen Theilungen in den Mutterzellen an der Stärke der Wände auch im späteren Alter noch erkenntlich.

**Rhipsalis** Gärt. Richtung der Spaltöffnungen horizontal. Epidermis eben oder berg- und thalförmig erhaben und vertieft. Spaltöffnungen mit oder ohne Vorhöfe. Hypoderma meist zwei-, seltener einschichtig.

I. Gruppe: *Alatae*. Epidermis fast oder ganz eben; ihre Zellen ohne bestimmte Anordnung; in den Mutterzellen die secundär aufgetretenen Theilungen, an der Stärke der Wände leicht erkennbar. Spaltöffnungen an der Oberfläche; die zu ihrer Bildung in der Ur-mutterzelle vor sich gegangenen Theilungen im fertigen Zustande noch leicht zu verfolgen.

*Rh. rhombea* Pfr. (Taf. XXXVII, Fig. 1 und Taf. XXXVI, Fig. 10). Hypoderma einschichtig, mit schwach verdickten Wänden.

*Rh. crispata* Pfr. Der vorigen gleich (Taf. XXXVII, Fig. 3). Die Grössenunterschiede der Epidermiszellen haben bei diesen beiden Arten keine Bedeutung, sondern sind einem gewissen Schwanken unterworfen.

*Rh. pachyptera* Pfr. Epidermis grosszelliger, als bei vorigen (Taf. XXXVII, Fig. 5); die Seitenwände derselben gerade oder schwach gebogen; Hypoderma zweischichtig, wie in Fig. 4 auf Taf. XXXVII.

*Rh. carnosa* Vöcht. (Taf. XXXVII, Figg. 2 u. 4). Durch die zahlreicher auftretenden secundären Theilungen wird die Epidermis

kleinzelliger, als bei jener. — Nirgends sind die in den einstigen Urmutterzellen der Spaltöffnungen stattgefundenen Theilungen mit solcher Regelmässigkeit noch im fertigen Zustande zu verfolgen, wie bei dieser Pflanze. Die Hauptwände, welche sich nach Art der in den zweischneidigen Scheitelzellen vor sich gehenden Theilungen einander ansetzen, bewahren ihre bezüglichen Lagen auch noch später, und zeichnen sich durch bedeutendere Stärke aus; ebenso lassen sich die secundären, tertiären u. s. w. Theilungen an den successive abnehmenden Waddicken leicht erkennen. — Das Hypoderma ist zweischichtig, polyedrisch oder longitudinal schwach gestreckt.

Rh. Swartziana Pfr. (Taf. XXXVII, Fig. 6). Der Bau der Epidermis gleicht vollkommen dem von Rh. pachyptera. Es weicht also in Bezug auf diesen Punkt die früher als Varietät von Rh. pachyptera betrachtete Rh. carnosä von derselben beträchtlich ab, während die zwar nächstverwandte, aber in der Form der Sprosse viel weiter verschiedene Species ihr völlig gleicht.

II. Gruppe: Angulosae. Typischer Bau bei Rh. paradoxa und pentaptera. — Epidermis eben; Spaltöffnungen mit Vorhöfen.

Rh. paradoxa S. Epidermiszellen wie bei Rh. rhombea, nur grösser (Taf. XXXVI, Figg. 3 u. 2); auch hier sind die secundären und tertiären Theilungen leicht zu verfolgen. Spaltöffnungen mit wenig vertieften Vorhöfen. Hypoderma grosszellig, meist einschichtig. Lagen die Spaltöffnungen an der Oberfläche, so gehörte diese Epidermis dem Typus der vorigen Gruppe an. Vermuthlich stellt Rh. trigona auch hierin die Mittelbildung dar.

Rh. pentaptera Pfr. Epidermis kleinzellig in Folge der zahlreich auftretenden Theilungen höherer Grade (Taf. XXXVI, Figg. 4 u. 5). Der Unterschied zwischen den verschiedenen Waddicken ist hier verwischt; nur die zuletzt aufgetretenen sind noch erkennbar. Spaltöffnungen in tiefen Vorhöfen. Hypoderma sehr grosszellig, polyedrisch oder radial gestreckt; meist ein- oder durch secundäre Theilung zweischichtig. — Bei dieser Art kommen zum ersten Male in den Epidermiszellen tangential gerichtete Wände vor.

Rh. micrantha DC. Stellt auch im Bau der Epidermis den Uebergang zu den Teretes dar. Sie besteht aus regelmässig longitudinal verlaufenden Höhenzügen und dazwischen befindlichen Thälern (Taf. XXXVI, Figg. 6, 7 u. 8). Die Theilungen höherer Grade in den Epidermiszellen sind überall leicht erkennbar. Die Spaltöffnungen liegen etwas unter der Oberfläche in vorhofartigen Vertiefungen (meist noch etwas tiefer, wie in dem in Fig. 7 ge-

zeichneten Falle). Hypoderma zweischichtig, kleinzelliger als bei den vorigen, und in longitudinaler Richtung etwas verlängert. — Die Epidermis dieser Pflanze zeigt eine eigenthümliche Erscheinung. Es bleiben nämlich an den meisten Gliedern schmalere oder breitere Längsstreifen, oft auf weite Strecken als glänzende Zonen am Stamm hinabverlaufend, in der Entwicklung zurück (Taf. XXXVI, Fig. 6 bei a). Die Zellen dieser Streifen bleiben klein, haben zartere Aussen- und Seitenwände (Taf. XXXVI, Fig. 8 bei a), und theilen sich meist auf sehr unregelmässige Weise. Spaltöffnungen werden in diesen Zonen zwar angelegt, allein sie verkümmern vollständig. Die Streifen können sich selbst bis in's spätere Alter der Zweige erhalten; meist aber werden sie durch Korkgewebe ersetzt. — Dieselben Zonen unentwickelter Oberhaut habe ich, allerdings nur ein einziges Mal, auch bei *Rh. pentaptera* beobachtet und es werden also auch dadurch diese Pflanzen einander nahe gestellt.

III. Gruppe. *Teretes*. Epidermis seltener eben; meist aus der Längsaxe des Stammes parallel verlaufenden Höhenzügen und thalartigen Vertiefungen bestehend. Spaltöffnungen in höhlenartigen Vertiefungen oder auf der Oberfläche der Höhenzüge. Hypoderma meist zwei- oder ein-, seltener dreischichtig.

1. Typus. Glieder gleich und überall gleich geformt. Es lassen sich hier hinsichtlich der Epidermis zwei Untergruppen aufstellen, bei deren erster die Spaltöffnungen in vorhofartigen Vertiefungen, bei der zweiten dagegen auf den Höhenzügen liegen.

1. Untergruppe. Spaltöffnungen in Vertiefungen.

*Rh. floccosa* S. Epidermis stark wellig gebogen (Taf. XXXVII, Figg. 7 u. 8); mit vielfachen Unebenheiten auch noch auf den Höhenzügen. Spaltöffnungen in longitudinaler Richtung von der Epidermis etwas überwölbt, jedoch nicht in lateraler. Tangentialtheilungen in der Epidermis nur selten beobachtet.

*Rh. funalis* S. Epidermis noch stärker gewölbt als bei voriger (Taf. XXXVIII, Figg. 1 u. 2). Spaltöffnungen in longitudinaler Richtung von der Epidermis etwas überdacht (Taf. XXXVII, Fig. 9). In den Zellen der letzteren zahlreiche secundäre, radial und tangential gerichtete Wände. Hypoderma bei dieser und voriger Art meist zweischichtig. Zellen desselben polyedrisch und verhältnissmässig gross.

2. Untergruppe. Spaltöffnungen auf den Erhabenheiten.

*Rh. conferta* S. (Taf. XXXVIII, Figg. 3 u. 4). Bei keiner

Art verlaufen die Höhenzüge so regelmässig, wie bei dieser Pflanze. Die der Bildung der Spaltöffnung folgenden Theilungen in der Urmutterzelle sind hier nicht so zahlreich wie bei den folgenden Arten, daher erscheint der ganze Zellcomplex der Spaltöffnung auf den Höhenzügen kleiner — Hypoderma einschichtig mit relativ grossen Elementen.

Rh. *Cassytha* Gärt. (Taf. XXXVIII, Figg. 5, 6, 7 und Taf. XXXIX, Fig. 11.) Theilungen in der Urmutterzelle der Spaltöffnung zahlreicher, daher der Zellcomplex um die Spaltöffnung grösser, als bei voriger. Das Hypoderma ist drei- oder zweischichtig und bildet ein Collenchym, welches sonst in der ganzen Gruppe der Rhipsalideen nicht vorkommt. In der äussersten unter der Epidermis befindlichen Collenchymlage führt jedes Element einen Krystall von oxalsaurem Kalk, der wie eingebettet in die unregelmässig verdickte Zellstoffmasse erscheint (Taf. XXXVIII, Fig. 7 und Taf. XXXIX, Fig. 11), — die erstere stellt die Zelllage von der Fläche gesehen dar. — Die beiden inneren Collenchymlagen enthalten keine Krystalle; die innerste von ihnen besteht aus etwas grösseren verlängerten Elementen, deren nach der Rinde hin gelegene Wände weniger verdickt sind.

Rh. *pendula* Vöcht. (Taf. XXXIX, Figg. 1 u. 2.) Epidermis wie bei voriger. Hypoderma zweischichtig, aus relativ kleinen Elementen bestehend, nicht collenchymatisch verdickt. In Fig. 1 bei a die Einleitung zur Anlage einer Spaltöffnung, deren Ausbildung aber unterblieben ist.

2. Typus mit zweierlei Sprossformen, längeren und kürzeren. Epidermis an den langen Gliedern longitudinal verlaufende Reihen bildend; an den kurzen aus unregelmässig angeordneten Zellen bestehend. Hypoderma einschichtig.

Rh. *Saglionis* Lem. Längere Glieder (Taf. XXXVIII, Figg. 8 u. 10): Epidermis flach; die Mutterzellen in Längsreihen angeordnet; die in ihnen später aufgetretenen Wände an ihrer Stärke leicht erkennbar. Hypoderma aus kleinen Elementen mit stärker verdickten Wänden bestehend. — Kürzere Glieder (Taf. XXXIX, Figg. 9 u. 11): Epidermiszellen unregelmässig angeordnet; die Seitenwände derselben schwächer verdickt, aber stärker gebogen; die Aussenwände ebenfalls zarter. Hypoderma grosszellig mit schwach verdickten Wänden.

Rh. *mesembryanthoides* Haw. Längere Glieder (Taf. XXXIX, Figg. 3 u. 5): Epidermiszellen in Längsreihen angeordnet, wellen-

förmig erhaben und vertieft; auf den Höhenzügen zahlreiche kegelförmig sich emporwölbende Zellen. Hypoderma einschichtig mit kleineren Elementen. — Kürzere Glieder (Taf. XXXIX, Figg. 4 u. 6): Epidermiszellen unregelmässig gelagert, mit gekrümmten Seitenwänden; Aussenwände eben oder wenig nach aussen gewölbt; einzelne derselben schwach kegelförmig vorspringend mit der Eigenthümlichkeit, dass die Vorwölbungen nur seitwärts in den Zellen an einer Querwand stattfinden, während sie bei den langen Gliedern meist über der Mitte der Zellen hergestellt werden. Die Epidermiszellen sind im Ganzen niedriger; das Hypoderma dagegen etwas grosszelliger. — Auch bei dieser Pflanze findet man an den langen Sprossen Längszonen von Epidermiszellen, welche in der Ausbildung hinter den normalen zurückbleiben (Taf. XXXIX, Fig. 5 links). An diesen Stellen ist die Epidermis ähnlich wie an den kurzen Gliedern beschaffen, und das Hypoderma grosszellig wie dort. Ueber die Ursachen und das genauere Verhalten dieser Streifen kann ich noch keine Angaben machen.

3. Typus mit gleich geformten, aber oben und unten verschieden ausgebildeten Sprossen.

Rh. *salicornioides* Haw. Unterer dünner, stielartiger Theil (Taf. XXXIX, Figg. 7 u. 10): Epidermiszellen in Längsreihen angeordnet; Aussenwände derselben kräftig verdickt, flach oder sehr wenig erhaben; Hypoderma einschichtig mit verdickten Wänden. Dicker oberer, fleischiger Theil (Taf. XXXIX, Figg. 8 u. 9): Epidermis eben, die Aussenwände ihrer Zellen schwächer verdickt; die Seitenwände der Mutterzellen wellig gebogen; die Elemente im Ganzen grösser, als am unteren Theile. Hypoderma einschichtig, meist grosszelliger und mit weniger verdickten Zellwänden versehen, als das des unteren Theiles.

Rh. *Lagenaria* Vöcht. Bei dieser Art sind die Unterschiede zwischen dem oberen und unteren Theile des Sprosses weniger ausgebildet, als bei der vorigen, und dem entsprechend ist auch die Anordnung, wie der ganze Bau der Epidermis der beiden Regionen weniger verschieden ausgebildet, wie dort. Im Uebrigen gleicht sie ihr so vollkommen, dass es nicht nothwendig erschien, eine Abbildung davon beizufügen.

Aus den angeführten Thatsachen ergibt sich: dass innerhalb der Gruppe der Rhipsalideen jede Art ihr specifisch gebautes Hautsystem hat; Ausnahmen von dieser Regel machen nur Rh.

*crispata* — *Rh. rhombea* und *Rh. Lagenaria* — *Rh. salicornioides*, je zwei nahe verwandte Arten;

dass das Hautgewebe zunächst der drei Genera, sodann der Gruppen und Typen der Gattung *Rhipsalis* nach einem jedem und jeder eigenthümlichen Plane gebaut ist. — Eine unbedeutende Ausnahme bilden nur die demselben Typus angehörenden *Rh. Saglionis* und *Rh. mesembryanthoides*;

dass auch im Bau des Hautgewebes, entsprechend den Uebergangsbildungen in der äusseren Form der Sprosse, sich Mittelbildungen zwischen einigen Gruppen vorfinden. So bei *Rh. paradoxa* nach der Gruppe der *Alatae*, bei *Rh. micrantha* nach der der *Teretes* hin.

### Entwicklung des Hautgewebes.

Den im Vorstehenden gemachten Angaben über den Bau des fertigen Hautgewebes und seine Bedeutung in systematischer Hinsicht sind nun noch einige Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte desselben nachzutragen.

Beginnen wir mit der Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen.

Der eigenthümlichen Theilungen, welche der Bildung der Schliesszellen vorausgehen, und die sowohl bei anderen Pflanzen, als in besonders ausgesprochener Weise bei den Cacteen vorkommen, hat schon Strasburger<sup>1)</sup> erwähnt. Dennoch erscheint es nicht überflüssig, diese wie den Gesamtvorgang bei der Herstellung der Spaltöffnungen noch einmal einer genauen Untersuchung zu unterwerfen.

Möge als Beispiel eine der mit Längsreihung der Epidermis-Elemente versehenen Arten gewählt sein. In einer Zelle, welche zur Urmutterzelle einer Spaltöffnung bestimmt ist, die aber vor dem Auftreten der ersten einleitenden Theilung in nichts von ihren Schwesterzellen unterschieden ist, wird durch eine schwach bogenförmig gekrümmte Wand ein oberes kleineres von einem unteren grösseren Stück getrennt (Taf. XL Fig. 1 bei a). Die Concavität der neuen Wand ist stets der oberen kleineren Zelle zugekehrt. Der eben entstandenen setzt sich rasch eine neue, ebenfalls uhrglasförmig gekrümmte Wand an, deren Concavität der vorigen

1) E. Strasburger. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. V. pag. 816.

entgegengesetzt ist (Fig. 1 bei b<sup>1</sup>). In der hierdurch entstandenen Zelle, welche von oben gesehen die Form einer zweiseitigen Scheitelzelle hat, wiederholen sich die Theilungen durch wechselnd einander angesetzte Wände noch zwei- bis dreimal; dann hört dieser Modus auf (Taf. XL, Figg. 1 bei c, 5, 6, 7, 8, 9). Die durch die beiden letztentstandenen Wände gebildete Zelle von biconvexer Gestalt ist die Specialmutterzelle der Spaltöffnung, aus der durch Bildung einer geraden Wand, der letzten in der ganzen Reihe, die beiden Schliesszellen hergestellt werden. — Meistens ist die gerade Wand in der Aufeinanderfolge der Theilungen die fünfte, seltener die sechste (Taf. XL, Fig. 10), und höchst selten die vierte (Taf. XL, Fig. 9); Fälle, in denen sie der Zahl nach die siebente oder dritte bildete, wurden nicht beobachtet.

Die Zeit, welche zwischen dem Auftreten je zweier auf einander folgender Wände verläuft, scheint nicht überall dieselbe zu sein, wenigstens glaube ich die sehr verschiedene relative Grösse der jungen Elemente in diesem Sinne deuten zu können. (Vergl. Taf. XL, Figg. 7, 8 und 1 bei c, 5.) Derartige Unterschiede sind durchaus individuell, und finden sich bei allen Arten an denselben Sprossen.

Bevor ich zur Erörterung der Bildung des Spaltes in der geraden Wand übergehe, will ich der Hypothese erwähnen, welche Pfitzer<sup>2)</sup> über die bei diesem Vorgange stattfindende Mechanik aufgestellt hat.

Die eigenthümliche Form, welche die Schliesszellen der Spaltöffnungen vieler Gramineen haben, die Thatsache, dass dieselben im Verlaufe ihrer Entwicklung sich sowohl der Höhe wie der Breite nach absolut verschmälern, veranlasste den genannten Autor, die Lehre von der Gewebespannung zur Erklärung dieser Erscheinung sowohl, wie der Entstehung des Spaltes der Stomata überhaupt heranzuziehen. Ich will es versuchen, seinen Gedankengang kurz zu recapituliren.

Nach ihm ist jedenfalls eine von aussen wirkende Kraft nothwendig, um eine ursprünglich einfache Zellwand in zwei Lamellen zu spalten. „Ein blosses stärkeres Wachsthum wird dieselbe nicht

1) Nicht immer setzt sich die zweite Wand der ersten beiderseits an. Es kommt nicht selten vor, dass sie mit der einen Seite der erstentstandenen, mit der andern der Seitenwand der Mutterzelle angesetzt ist (Taf. XL, Fig. 1 bei d).

2) Pfitzer, Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen. Jahrbücher für wissenschaft. Botanik, Bd. VII, pag. 589 ff.

spalten können, da das vergrösserte Stück ja durch seitliches Auswachsen seinem gesteigerten Flächenwachsthum genügen könnte“ (pag. 542). Eine äussere Kraft muss also vorhanden sein. Da nun die Bildung des Spaltes gleichzeitig von innen und aussen vor sich geht, so ist klar, dass die wirkende Kraft nicht senkrecht zur Blattfläche eingreifen kann, sondern seitlich, parallel zur Spreitenebene wirksam sein muss. Der Ursprung dieser Kraft beruht wahrscheinlich auf einem ungleichen Wachsthum der Epidermis und des Innengewebes, derart, dass erstere durch letzteres passiv gedehnt wird; eine Ansicht, für die vor Allem der Umstand spricht, dass die Athemhöhle unter der Spaltöffnung ausnahmslos früher angelegt wird, als die Bildung des Spaltes stattfindet. Da aber die Entstehung von Zwischenzellräumen nur durch starkes Wachsthum der sie umgebenden Zellen möglich ist, und dieselbe im Innengewebe eher als in der Epidermis beginnt, so ist es wahrscheinlich, dass die letztere schon vor dem Auftreten der Spaltöffnungen passiv gedehnt ist. Die starke seitliche Streckung der die Athemhöhle umschliessenden Zellen könnte dann auf die über ihr liegenden jungen Epidermiselemente derart spannend einwirken, dass dadurch die Bildung des Spaltes eingeleitet würde.

Soweit Pfitzer. Ich begnüge mich mit dem gegebenen kurzen Referat seiner Ansicht, und verweise in Betreff aller Einzelheiten, sowie seiner weiteren Versuche, auch die Entstehung der Nebenzellen, welche die Spaltöffnungen mancher Pflanzen umgeben, auf Spannungsverhältnisse in der Oberhaut zurückzuführen, auf seinen citirten Aufsatz.

Gegen die Richtigkeit der Annahme, dass es zur Trennung einer ursprünglich einfachen Zellwand in zwei Lamellen einer von aussen wirkenden Kraft bedürfe, lassen sich zunächst verschiedene Thatsachen anführen. So entstehen die eigenthümlichen Einstülpungen an den Querwänden der Zellen mancher Spirogyra-Arten offenbar durch selbstthätiges Wachsthum der ursprünglich einfachen Membran. Dasselbe gilt für die Einfaltungen, welche Sachs an Parenchymzellen im Blatt von Pinus Pinaster beobachtete und abbildete.<sup>1)</sup> Auch hier spaltet sich eine ursprünglich einfache Wand in zwei Lamellen, von denen entweder beide oder nur eine in eigenthümlicher Weise in den Innenraum der zu ihnen gehörigen Zellen fortwachsen.

1) Sachs, Lehrbuch, III. Aufl. pag. 74, Fig. 60.



In dieselbe Kategorie von Erscheinungen gehört auch die Entstehung des Intercellularraumes der Spaltöffnungen. Sowohl diese wie die Bildung des ganzen Spaltöffnungsapparates sind Erscheinungen activen Wachsthum's. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Behauptung folgt aus dem Entwicklungsgange der genannten Gebilde.

Zunächst die Entstehung des Spaltes. Wie oben erwähnt, ist die denselben herstellende gerade Wand meist die fünfte in der beschriebenen Theilungsfolge. Sie entsteht rasch nach der letztgebildeten krummen Wand, ist aber manchmal in der mit trübem und dichtem Protoplasma erfüllten Mutterzelle nur schwer erkennbar. Nachdem sie angelegt ist, beginnen die beiden späteren Schliesszellen ein sehr energisches Wachsthum, vorwiegend in der Richtung senkrecht zur geraden Wand. Diese selbst zeigt nun ein eigenthümliches Verhalten. Hebt man mit einem scharfen Messer sehr dünne Stückchen der Epidermis des entsprechenden Alters von einem Sprosse ab, so findet man nicht selten, und zwar besonders am Rande der Schnitte, Anlagen von Spaltöffnungen, aus denen der gesammte Inhalt beim Durchschneiden der Zellen weggeschwemmt wurde. Solche Präparate zeigen nun unverkennbar, dass die gerade Wand schon sehr früh, kurz nach der Entstehung, in ihrem mittleren Theile, dem Ort des später auftretenden Spaltes, merklich verdickt ist (Taf. XL, Fig. 14). In diesem Alter ist die Wand noch ihrer ganzen Höhe nach straff ausgespannt. Stellt man aber in einem etwas älteren Stadium den Tubus des Mikroskops auf den optischen Querschnitt der Wand ein, so erscheint sie in vielen Fällen — ich beobachte die Erscheinung in den meisten, nicht aber in allen Fällen — eigenthümlich ausgebuchtet, und zwar schon vor der Entstehung des Spaltes (Taf. XL, Figg. 13 u. 15). Nun beginnt die Bildung des letztern durch Auseinanderweichen der Wand gleichzeitig in ihrem innern und äussern Theile, eine Thatsache, die mit den von Mohl, Strasburger und Pfitzer bei andern Pflanzen beobachteten Erscheinungen völlig im Einklange steht. Die Ausbildung des Spaltes aber geht rascher von aussen, als von innen vor sich, was sich besonders durch Vergleich der unteren und oberen Ansicht des entsprechenden Stadiums verfolgen lässt. — Von oben gesehen erscheint der Spalt anfangs äusserst schmal (Taf. XL, Fig. 16<sup>1</sup>); dann verbreitert er sich rasch, dringt nach

1) In dieser Figur hätte der Spalt eigentlich mit einem Doppelcontour gezeichnet werden sollen; es wurde dies aber wegen der dadurch entstehenden Ueberfüllung mit Linien vermieden.

innen vor, und erhält hier durch das starke lokale Flächenwachsthum der betheiligten Membranpartieen die Form eines kleinen rhombischen Feldchens (Taf. XL, Fig. 17). Ist nun die Wand in der oben beschriebenen Weise gebogen, so dringt der Spalt in geneigter Richtung nach innen; ebenso geht die Ausbildung des äusseren Theiles des Spaltes vorwiegend einseitig von statten, und es erklärt sich auf diese Weise die an noch jungen Spaltöffnungen vielfach vorkommende etwas unsymmetrische Gestalt des Spaltes (Taf. XL, Fig. 17), die aber bei weiterer Entwicklung in eine meist genau symmetrische übergeht.

Beobachtungen über das Verhalten des Zellkerns während der erörterten Theilungen konnten leider nicht angestellt werden, da die jugendlichen Zellen mit einem so dichten und trüben Protoplasma angefüllt sind, dass man die Kerne kaum erkennen kann.

Mit den beschriebenen Verhältnissen steht die oben mitgetheilte Hypothese von Pfitzer nicht in Einklang. Das der Bildung des Spaltes vorausgehende intensive Wachsthum der Schliesszellen, die vorherige Verdickung der Wand, vor allem aber die eigenthümliche Faltenbildung derselben deuten auf Wachsthumsvorgänge hin, die in der Wand selbst ihren Sitz haben, und nicht einem von aussen wirkenden Zuge passiv folgen. Thatsächlich tritt hier also der Fall ein, dass die Wand ihrem gesteigerten Flächenwachsthum durch seitliches Ausweichen genügt, und nun dennoch den Spalt erzeugt.

Die Ansicht, dass die Entstehung des Spaltes eine Erscheinung activen Wachsthums der Wand sei, ist übrigens schon von Hofmeister<sup>1)</sup> bestimmt ausgesprochen worden. Nach Erörterung der bei der Bildung der Spaltöffnungen stattfindenden Vorgänge, nach dem Hinweis besonders auf das starke Wachsthum der Schliesszellen vor und während der Ausbildung des Spaltes bemerkt er, eine Einwirkung der Nachbarzellen auf die Entstehung des letzteren sei geradezu undenkbar, da ja die Schliesszellen in allen Wachsthumstadien sichtlich von höherem Turgor seien, als alle sie umgebenden Elemente.

Aber auch die Entstehung des gesammten Spaltöffnungsapparates lässt sich nicht einfach auf Spannungsverschiedenheiten des innern und äussern Gewebes zurückführen. Es ist richtig, dass die Athemhöhle früher angelegt wird, als der Spalt zwischen den Schliess-

1) Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle, pag. 263 u. 265.

zellen; allein sie entsteht, und darauf kommt es hier wesentlich an, nicht vor den ersten Theilungen, welche die Bildung des Stoma in der Epidermis einleiten. — Das Hypoderma ist stets interstitienfrei mit Ausnahme der Stellen unter den Spaltöffnungen, an denen es von den Athemböhlen durchbrochen ist. Die Entstehung der letzteren beginnt nun, soweit ich beobachtete, ziemlich ausnahmslos zwischen dem Auftreten der dritten und vierten der einander wechselnd angesetzten Wände in der Urmutterzelle der Spaltöffnung (Taf. XL, Figg. 4 u. 11; in letzterer Figur stellt die punktirte Linie die oberste Schicht des Hypoderma dar). Auf Grund dieser Thatsache hätte man eher Recht, zu behaupten, durch die Theilungsvorgänge in der letzteren werde die Bildung der Athemböhle veranlasst, was mit Pfitzer's Annahme allerdings in directem Widerspruch stände. — Die Entstehung der Athemböhle selbst geht in ähnlicher Weise vor sich, wie die des Spaltes des Stoma; das Auseinanderweichen der Wand beginnt ebenfalls in ihrer Mitte oben und unten (Taf. XL, Fig. 4); anfangs schmal, verbreitert er sich rasch, und nimmt dann eine ovale Gestalt an (Fig. 12). Das weitere Verhalten ist nun aber verschieden; es bilden sich nämlich während der Vergrößerung des Intercellularraumes und des Wachstums der ihn umgebenden Zellen in diesen Wände, welche, radial zu ihm gerichtet, an die ihn umgrenzenden Wände angesetzt sind, ein Vorgang, der bekanntlich in den Schliesszellen nicht stattfindet. — Manchmal entstehen statt einer grossen zwei kleinere Athemböhlen, die aber dann, nicht weit von einander entfernt, stets unter dem Bereich der Urmutterzelle der Spaltöffnung gelegen sind.

Dass die Bildung der Athemböhle die des Spaltes nicht nothwendig nach sich zieht, folgt übrigens auch schon aus dem nicht selten zu beobachtenden Umstande, dass die erstere wohl entwickelt sein kann, während die Theilungen in der Urmutterzelle des Stoma nach den ersten bogenförmig gekrümmten Wänden sistirt werden und anstatt durch weitere Theilungen die Schliesszellen zu bilden, in ein kleinzelliges Gewebe zerfallen.

Die Entwicklung der ganzen Spaltöffnung ist nach Allem also ein morphologischer Vorgang, bei dessen physiologischen Ursachen die Vererbung in so verwickelter Weise in's Spiel kommt, dass der heutige Stand der Wissenschaft bei weitem nicht ausreicht, um auch nur die Annäherung einer Erklärung zu geben.

Bei manchen Arten, wie *Rh. Cassytha*, *Rh. pendula*, *Rh. micrantha*, dehnen sich die Urmutterzellen der Spaltöffnungen be-

trächtlicher in die Breite aus, als die Schwesterzellen derselben Längsreihe (Taf. XL, Figg. 2 u. 3; Taf. XXXVIII, Fig. 5 u. s. w.). Bei andern dagegen, so vor allen bei *Rh. funalis*, halten die letztern im Breitenwachsthum gleichen Schritt mit den ersteren (Taf. XL, Fig. 13). Ja bei letzterer Pflanze kann man hin und wieder Fälle beobachten, in denen die Anlage der Spaltöffnung nur der halben Breite der Urmutterzelle angehört (Taf. XL, Fig. 6), eine Erscheinung, welche bei den erstgenannten Arten nicht wahrgenommen wurde.

Mit den oben beschriebenen Vorgängen sind die Theilungen in der Urmutterzelle der Spaltöffnung noch keineswegs erschöpft. Zunächst entstehen rings um die beiden Schliesszellen noch weitere, ihnen parallel laufende halbmondförmige Wände, und zwar die erste in der äussern grösseren Nachbarzelle, die zweite in der innern kleineren (Taf. XL, Fig. 3 bei a); Verhältnisse, die übrigens schon von Strasburger für *Basella* und die Cacteen richtig beschrieben worden sind. Gleichzeitig treten in den äusseren Segmenten der Mutterzelle nach verschiedenen Richtungen orientirte radiale Wände auf (Taf. XL, Fig. 3 bei b), ein Vorgang, der auch die weiter nach innen gelegenen Segmente mit Ausnahme des innersten, die Schliesszellen umgebenden Paares ergreift, und dadurch das kleinzellige Netz herstellt, welches die Urmutterzelle der Spaltöffnung am fertigen Spross erfüllt.

In den im Vorstehenden erörterten wesentlichen Vorgängen stimmen sämtliche Arten überein. Die wichtigste Differenz knüpft sich, wie früher erwähnt, interessanter Weise an die beiden Genera *Lepismium* und *Rhipsalis*. Bei ersterem sind die Spaltöffnungen vertical, bei letzterem horizontal gerichtet. (Vergl. die früher citirten Figuren und Fig. 5 auf Taf. XL, welche die Anlage eines Stoma von *Lep. radicans* darstellt.) Doch hat die Regel keine strenge Gültigkeit. Im Genus *Lepismium* zeigt besonders *L. Knightii* zahlreiche Ausnahmen, die vereinzelt auch bei den beiden andern früher beschriebenen Arten der Gattung vorkommen. Unter den *Rhipsalis*-Species finden sich die meisten Abweichungen bei den Formen der *Alatae*, während sie selten an den Gliedern der *Teretes* auftreten, eine Thatsache, die offenbar mit der in den beiden Gruppen verschiedenen Anordnung der Epidermiszellen zusammenhängt. — Von diesen Ausnahmen abgesehen, zeigt sich die Richtung der Spaltöffnungen constant, und daher systematisch verwertbar. Es war besonders die verticale Lagerung der Stomata, welche neben dem Bau des Hautgewebes überhaupt der *Rhipsalis sarmentacea*

Otto ihre systematische Stellung im Genus *Lepismium* anwies. — Dass wir es aber auch bei der Lagerung der Spaltöffnungen mit einer morphologischen Erscheinung zu thun haben, beweist eben der Umstand, dass dieselbe in den Gattungen constant ist, mag die Form des Stammes sonst sein, welche sie will. An den Sprossen der *Rhipsalis*-Arten mit runden Gliedern sind die Stomata quer gelagert; wäre dies aber bloss Folge des überwiegenden Längen- und geringen Dickenwachstums dieser Sprosse, so müssten die Spaltöffnungen der breiten blattartigen Formen längs gelagert sein, was nicht der Fall ist. — Analog sind die Verhältnisse in der Gattung *Lepismium*; sowohl die fast runden Glieder von *Lep. sarmentaceum* wie die mit stark vorspringenden Kanten versehenen von *Lep. Knightii* haben Spaltöffnungen, deren Axen der des Stammes parallel laufen, also von der Form des letzteren sich unabhängig erweisen. — Alles dies sind morphologische Erscheinungen, deren physiologische Ursachen sich zur Zeit nicht erklären lassen.

Werfen wir hiernach einen Blick auf den fertigen Zustand der Spaltöffnung. Die Oberflächen- Längs- und Queransicht ergibt sich aus den Figuren 19, 20 und 21 auf Taf. XL, die von *Rh. micrantha* entworfen wurden, der die übrigen *Rhipsalis*-Arten in allen wesentlichen Zügen gleichen. Der Spalt *s* trennt die beiden Schliesszellen nicht ganz, sondern nur in ihrem mittleren grösseren Theile. Er ist auf der Aussenseite zunächst umgeben von einem Paar Cuticularleisten, den bekannten Hörnchen, *a* in Figg. 19 u. 20. Diesen Leisten schliessen sich noch zwei weitere, seitlich mit ihnen verbundene, *b*, *an*, die bloss Vorwölbungen in der Oberhaut darstellen. Die Schliesszellen selbst sind in der Mitte schmal, Fig. 21, auf der Aussenseite beiderseits erhöht; die Unterseite ist eben, schwach nach unten oder auch manchmal nach innen gebogen. Die Wand derselben ist auf der Aussenseite stark, in der Nähe der beiden inneren Hörnchen, Fig. 20 bei *c*, etwas verdickt, in den übrigen Theilen von mässiger Stärke. — Die Schliesszellen werden seitlich und unten fast völlig umschlossen von den bekannten halbmondförmigen Zellen, welche auch an Höhe die ersteren weit überragen. Die Wand derselben ist auf der Aussenseite beträchtlich weniger verdickt, als die der benachbarten Epidermiszellen und nahezu vollständig cuticularisirt; die Dicke des übrigen Theiles der Wand ist nur gering. Zweifellos spielen diese Zellen bei Verrichtung der physiologischen Functionen der Spaltöffnung eine wichtige Rolle. —

Die Cuticula überzieht, von der Aussenseite kommend, die dem Spalt zugekehrte Seite der Schliesszellen, den freien Theil der halbmondförmigen Zellen und die Athemhöhle im Bereich des Hypoderma; an den Wänden der diese auskleidenden parenchymatischen inneren Zellen hört sie auf. — Die die Athemhöhle umgrenzenden Elemente des Hypoderma haben an ihrer freien Seite stets stark verdickte Wände. — Die Athemhöhle selbst bildet in dem Parenchym einen weiten Raum, in welchen zahlreiche Canäle aus dem innern Gewebe münden, die wieder mit den engern Intercellularen in Verbindung stehen, und so den Ein- und Austritt von Gasen in ausgiebigster Weise vermitteln.

Einen interessanten Bau haben die Spaltöffnungen von *Lep. radicans*. Die äusseren Hörnchen haben hier eine eigenthümliche Gestalt, die am besten aus Figur 22 auf Taf. XL erhellt. Die Reactionen, welche zarte Querschnitte durch den ganzen Apparat auf Zusatz von Chlorzinkjod zeigen, verdienen erwähnt zu werden. Ueber das Ganze hinweg zieht sich die dünne hellgelbgefärbte Cuticula c, während die unter ihr gelegenen Cuticularschichten eine dunklere, braune Färbung annehmen. Unter a, a zeigt die Cuticula kleine Vorsprünge in die Cellulose; dann verschmälert sie sich wieder und spaltet sich nun in zwei zarte Lamellen, die äussere, welche die Hörnchen überzieht, und eine innere, welche, unter der Masse b hinlaufend, bei d wieder in die äussere mündet. Die chemische Reaction dieser innern Schicht unterscheidet sich in nichts von der der äussern, und wir haben hier demnach die interessante Erscheinung, dass die chemische Metamorphose der Cellulose, welche die Cuticula darstellt und die sich sonst nur an der Oberfläche bildet, auch in innern Schichten hergestellt wird; eine Thatsache, die, wenn dies nach Mohl's Hinweis auf das Factum, dass die Cuticula über die Innenseite der Schliesszellen hinweg bis tief in's Innere der Athemhöhle greift, noch nöthig wäre, in bestimmter Form den Beweis lieferte, dass die Hüllhaut-Hypothese von Karsten ein Irrthum sei. — Die übrige Form und Beschaffenheit der Schliess- und Hülfszellen erhellt aus der Abbildung und braucht nicht näher erörtert zu werden. Erwähnt sei nur noch, dass unter der Cuticula, welche die dünne Aussenwand der Hülfszellen überzieht, noch deutlich eine mit Chlorzinkjod sich schwach bläuende Celluloselamelle erkennbar ist.

Ich komme nun zur Entwicklung der übrigen Epidermiszellen. Nach dem Früheren finden sich hier zwei Modificationen an der

Aussenseite, ebene und gewölbte. Ich will mit den letzteren beginnen, die in hervorragendster Form bei den rundgliedrigen Arten auftreten.

Schon sehr früh beginnen ihre anfangs flachen, reihenförmig angeordneten Zellen die Aussenwände emporzuwölben und zu der Zeit, in welcher in den äusseren Segmenten der Urmutterzelle des Spaltöffnungscomplexes die ersten secundären Theilungen auftreten, beginnen auch in ihnen, dem Dickenwachsthum des Stammes entsprechend, nachträglich radial gerichtete Wände sich zu bilden (Taf. XL, Fig. 3). Die ersten derselben laufen meist der Axe des Stammes parallel; die nächstfolgenden haben gewöhnlich eine dazu senkrechte Richtung; die späteren können allseits orientirt sein. Durch diese secundären Wände wird aber die Anordnung der Mutterzellen nicht gestört. Die Längswände derselben bleiben immer stärker, als die der Tochterzellen; über ihnen befinden sich die tiefen thal förmigen Einsenkungen der Epidermis, während die meist in der Mitte der breiten Höhenzüge gelegenen schwächeren Vertiefungen den ersten secundären längsgerichteten Theilungen entsprechen.

In Bezug auf die beschriebenen Vorgänge gleich verhalten sich *Rh. Cassytha*, *pendula*, *micrantha* und *conferta*. Bei der letztgenannten Art haben die Mutterzellreihen, wie schon früher erwähnt, den regelmässigsten Verlauf, während bei *Rh. micrantha* verhältnissmässig die meisten Abweichungen vorkommen. — Auch *Rh. floccosa* gehört hierher; nur sind hier die Aussenwände der Epidermiszellen stärker vorgewölbt, als bei den der ersteren Arten.

Bei den genannten Formen haben die secundär auftretenden Theilwände radiale Richtung; tangential gerichtete kommen nur selten vor bei *Rh. floccosa*, etwas häufiger schon bei *Rh. conferta*; sie werden dagegen zur Regel bei *Rh. funalis*. Ihr Auftreten erfolgt erst zu einer Zeit, in welcher die Epidermis schon eine beträchtliche Entwicklung erreicht hat (Taf. XL, Fig. 18). Die ersten derselben sind der unteren Epidermiszellwand und einer Seitenwand oftmals in auffallend spitzen Winkeln angesetzt, bei a. Durch sie und die weiter folgenden radial und tangential gerichteten Wände wird die eigenthümliche Epidermis hergestellt, die unserer Pflanze eigen ist und die, soviel mir bekannt, in ihrer Art einzig dasteht<sup>1)</sup>. — Pfitzer bezeichnet derartige Bildungen als „gefächerte

1) Abbildungen dieser merkwürdigen Epidermis finden sich bei Link (Ausgewählte anatomisch-botanische Abbildungen, II. Heft, Taf. IV, Figg. 5, 6 u. 7) und bei Wigand (Intercellularsubstanz und Cuticula, Taf. II, Fig. 95).

und mehrfache“ Epidermen, während den „gefächerten“ die vorhin genannten Formen ohne Tangentialwände entsprechen.

Verschieden hiervon ist die Entwicklung der Epidermis der alaten und angulosen Formen der Gattung *Rhipsalis*, sowie der *Lepismium*-Arten. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind nahezu eben oder wölben sich nur schwach vor. Reihenförmige Anordnung der Mutterzellen findet sich hier nicht, oder nur an besonderen Stellen; doch sind jene auch noch im Alter durch ihre stärkeren Wände erkennbar. Wahrscheinlich sind viele von ihnen, zumal an den sehr breiten Sprossen, Elemente späterer Ordnung; doch habe ich die hierauf bezüglichen Messungen, denn nur durch solche lässt sich die Sache endgültig entscheiden, noch nicht angestellt. Die secundären Theilungen in den Epidermiszellen sind bei allen hierher gehörenden Arten mit Ausnahme von *Rh. pentaptera* radial gerichtet. Bei dieser Pflanze kommen auch vereinzelt tangentiale vor (Taf. XXXVI, Fig. 5), ein Beweis, dass die Tangentialwände in der Epidermis nicht Folge des hügelartigen Vorwölbens der Epidermiszellen bei den *Teretes* sind.

Dass die verschiedenartige Anordnung der Epidermismutterzellen mit den Wachstumsverhältnissen der differenten Sprossformen zusammenhängt, ist unzweifelhaft. Entwicklungsgeschichte und fertiger Zustand zeigen übereinstimmend, dass überall da, wo das Längenwachsthum eines Sprosses zu seinem Breitenwachsthum in einem überwiegenden, jedoch nicht näher bestimmbar Verhältniss steht, reihenförmige Anordnung der Epidermismutterzellen zu Stande kommt; dass dagegen, wenn das laterale Wachsthum jenes Verhältniss zum longitudinalen überschreitet, die Lagerung derselben eine unregelmässige wird. — So haben alle langen Sprosse der Gruppe der *Teretes* in Längsreihen geordnete Epidermismutterzellen; die kurzen, dickeren Glieder von *Rh. Saglionis* und *mesembryanthoides* dagegen unregelmässig gelagerte. Der untere, dünne Theil der Glieder von *Rh. salicornioides*, welcher rasches Längenwachsthum besitzt, verhält sich in Bezug auf die Lagerung seiner Epidermiselemente, wie die langen Glieder der letztgenannten Arten; der obere verdickte Theil wie die kurzen Sprosse derselben. — Die jugendlichen Epidermiszellen von *Rh. pentaptera* sind in Längsreihen angeordnet, allein während der kräftigen lateralen Ausbildung der Flügel verschwinden diese später vollständig; bei *Rh. micrantha* dagegen, wo die Ausbildung der Kanten eine sehr geringe, das Längenwachsthum der Sprosse aber ein sehr kräftiges



ist, zeigt sich der Bau der Epidermis gleich dem der langen Sprossformen der Teretes. — Auch die Glieder der Alatae liefern eine schöne Bestätigung der genannten Regel. Nimmt man irgend ein beliebiges Stück der Epidermis vom Flügel eines Gliedes, so findet man unregelmässige Lagerung ihrer Zellen; hebt man dagegen von dem unteren, dünnen, oft runden Basaltheil eines langen Sprosses ein Stück Oberhaut ab, so zeigt sich die Reihenordnung der Zellen in ausgesprochenster Weise (Taf. XXXVI, Fig. 9). Dasselbe findet man, wenn man von der über dem normalen Holzkörper gelegenen Epidermisparchie abhebt, aus einer Zone, in der ebenfalls sehr geringes Breiten-, aber kräftiges Längenwachsthum stattfand.

Auf der Anordnung der Epidermismutterzellen, oder, was wahrscheinlicher ist, mit dieser auf dem Wachsthum des Stammes, scheinen auch die hügelartigen Vorwölbungen der Aussenwände der Epidermiszellen zu beruhen; wenigstens deutet darauf der Umstand hin, dass sie sich in besonders ausgebildeter Form bei den stielrunden Arten finden, während sie bei den alaten Sprossen gar nicht vorhanden sind, oder nur sehr geringe Höhe erlangen. Hiermit steht es im Einklang, dass zu der Zeit, in welcher bei *Rh. micrantha* die Wölbungen der Aussenwände der Epidermiszellen in den Vertiefungen schon ihre volle Höhe erlangt haben, die auf den Spitzen der Flügel noch um beträchtlich flacher sind; ein Unterschied, der aber später ausgeglichen wird. — Die Gesamtverhältnisse machen den Eindruck, als ob überall da, wo die Epidermis ihr Wachsthumstreben in lateraler Richtung genügend befriedigen kann, die Bildung der Vorwölbungen, wenigstens der starken, unterbleibt; dass diese aber auftritt, sobald der seitlichen Ausdehnung der Epidermis engere Grenzen gesteckt sind.

Mit den erwähnten Thatsachen in innigem Zusammenhange steht die Frage nach der physiologischen Bedeutung unserer Epidermen. Der eigenthümliche Bau derselben legt die Vermuthung nahe, dass ihr Verhalten in dieser Beziehung ein von dem der meisten pflanzlichen Oberhäute abweichendes sei; dass sie nicht ein passiv gedehntes, sondern ein Schwellgewebe darstellen. — Trennt man ein Stück der Epidermis durch einen scharfen Schnitt von dem darunter gelegenen Gewebe, so verändert es sich entweder in keiner Beziehung, oder zeigt schwache Krümmung nach einwärts. Die vorhin ausgesprochene Vermuthung wird also wenigstens insoweit bestätigt, als das Ausdehnungsstreben der Epidermis mindestens gleichen Schritt hält mit dem des paren-

chymatischen Innengewebes, wenn nicht vielmehr dasselbe noch übertrifft. — Soweit die fertige Oberhaut. Die Untersuchung verschiedener jugendlicher Zustände hat noch nicht zu einem positiven Ergebniss geführt. Während in einer Anzahl von Fällen auf Isolirung die entschiedenste Einwärtskrümmung erfolgte, bogen sich in andern Fällen die Stückchen nach aussen. Im Ganzen glaube ich schliessen zu dürfen, dass Epidermis und Rinde ein im Wesentlichen gleichartiges Wachsthum befolgen, dass Spannungsverhältnisse zwischen den beiden Geweben, wenn sie überhaupt vorhanden, jedenfalls nur von geringer Bedeutung sein können. — Doch soll dies nur als beiläufige Bemerkung gelten; es wäre ja möglich, dass zwischen Epidermis und Rinde zu verschiedenen Zeiten ein differentes Verhalten, in der Jugend vielleicht ein Antagonismus, später dagegen Gleichartigkeit im Wachsthum stattfände. Weitere Versuche, welche ich über diese, wie über andere physiologische Fragen, die sich aus meiner Untersuchung ergaben, anzustellen die Absicht habe, werden hoffentlich die gewünschte Aufklärung ertheilen.

Im Anschluss hieran ist noch ein Blick auf die Entstehung der Vorhöfe zu werfen, die, wie früher erwähnt, bei den kantigen und einigen stielrunden Formen auftreten. Wie in allen bis jetzt untersuchten Fällen<sup>1)</sup> werden auch bei den vorhofführenden Rhipsalis-Arten die Spaltöffnungen an der Oberfläche, aus echten Epidermiszellen gebildet; allein die Thätigkeit, welche die bei der Herstellung der Vorhöfe beteiligten Gewebe ausüben, ist nicht bei allen Arten gleich. Bei *Rh. paradoxa* und *Rh. pentaptera* wird, wie der fertige Zustand lehrt, und sich entwicklungsgeschichtlich verfolgen lässt, fast die gesamte Arbeit von dem mächtig sich vergrößernden Hypoderma geleistet, das die Epidermis über die Spaltöffnungen empor hebt (Taf. XXXVI, Figg. 2 u. 5). Bei *Rh. floccosa* tritt zur Thätigkeit des Hypoderma noch die der in radialer Richtung sich kräftig verlängernden Epidermiszellen (Taf. XXXVII, Fig. 8). Bei *Rh. funalis* endlich ist es in noch höherem Grade, als bei der zuletzt genannten, die Epidermis, welche durch ihr Wachsthum in radialer Richtung, durch die zahlreichen in ihr auftretenden Tangential-Wände die Tiefenlagerung der Stomata bewirkt (Taf. XXXVIII, Fig. 2).

Es wären nunmehr die genaueren Strukturverhältnisse unserer Epidermen zu erörtern. Auch hierin zeigen sich einige Verschieden-

1) Vergl. den citirten Aufsatz von Strasburger.

heiten. Den interessantesten Bau hat *Lepismium radicans* (Taf. XL, Fig. 35). Schon ohne Zuhülfenahme von Reagentien erkennt man auf zarten Querschnitten die beiden Hauptschichten der Aussenwand, welche mit ausserordentlicher Schärfe nach Behandlung mit Chlorzinkjod zu Tage treten. Vermittelst dieses Reagens erkennt man zu äusserst die eigentliche Cuticula, die als dünnes, lichtgelb gefärbtes Häutchen das Ganze überzieht. Hierauf folgt nach innen die braungelb gefärbte Cuticularschicht, a, von beträchtlicher Entwicklung, welche, wenn auch nicht immer, so doch in vielen Fällen, deutliche der Oberfläche parallel laufende Schichtung wahrnehmen lässt. Gleich nach Zusatz des Reagens beobachtet man, dass die innerste dieser Schichten sich intensiver färbt, als die äusseren, eine Differenz, die sich aber später ausgleicht. — An die Cuticularschicht schliesst sich nun die innerste Lamelle, b, eine Celluloseschicht von matt violetter Färbung. Die Grenze zwischen beiden stellt eine vielfach zackig hin und her gebogene Linie dar. — Von den Cuticularschichten bilden sich Fortsätze in die Radialwände der Zellen, entweder als directe Fortsetzungen derselben, oder durch kleine Zwischenräume davon getrennt. Die Innenwand der Epidermiszelle bietet einen auffallenden Anblick dar. An der Grenze der beiden Celluloselamellen, der schwächeren, welche der Epidermiszelle, der stärkeren, welche der angrenzenden Hypodermiszelle angehört, trifft man eine Reihe punkt- oder knötchenförmiger Cuticularbildungen, welche in die Cellulosemasse eingebettet sind (Fig. 35 bei c). Unter den Vorsprüngen der Cuticularschichten in die Radialwände sind die Knötchen am grössten, während sie unter dem Lumen der Zelle kleinere, oft bis zum Verschwinden punktförmige Bildungen darstellen. Sie sowohl wie die Radialvorsprünge in den Seitenwänden nehmen auf Zusatz von Chlorzinkjod einen etwas lichter gefärbten Ton an, als die Cuticularschichten der Aussenwand. — Nach Behandlung mit Schwefelsäure löst sich alle Cellulose unserer Zellen auf; die Cuticularbildungen aber bleiben, selbst nach tagelanger Maceration, als eigenthümliches Skelett zurück. Den Querschnitt einer so behandelten Zelle stellt Fig. 36 auf Taf. XL, die Flächenansicht einer Radialwand Fig. 37 dar. Die erstere zeigt die radialen Vorsprünge von den äussern Cuticularschichten und die Reihe von Knötchen und Punkten der Innenwand; die letztere lässt die genauere Structur jener Vorsprünge erkennen. Dieselben bilden von aussen kommende, bis über die Mitte der Wand hinausreichende Plättchen von höchst

unregelmässigem Umriss. Zwischen den Plättchen finden sich zahlreiche Punkte und Knötchen, und mit eben solchen ist der Raum zwischen den Endigungen der Plättchen und den grössern Knötchen der Innenwand ausgefüllt; manchmal ist auch die Wand ihrer ganzen Fläche nach mit knötchenartigen Cuticularpartieen übersät. — Hinsichtlich der chemischen Zusammensetzung sind die Cuticularbildungen dieser Pflanze wahrscheinlich verschieden von den der alsbald zu besprechenden Rhipsalis-Arten. Man erkennt dies zunächst auf Zusatz von Fuchsin, das sich hier als vorzügliches Reagens erweist. Es färben sich nämlich sämtliche cuticularisirte Partieen intensiv carminroth, während die Cellulose gar nicht oder nur sehr schwach gefärbt wird. Die Cuticularbildungen der Rhipsalis-Epidermen, mit Ausnahme der von *Rh. pendula*, nehmen dagegen auf Zusatz von Fuchsin keine oder nur sehr geringe Färbung an. Doch ist zu bemerken, dass man dies Reagens nur in sehr schwacher Lösung benutzen darf; im Ueberschuss angewandt, färben sich sämtliche Cellulosewände, freilich mit etwas hellerem Ton, als die cuticularisirten Theile der Epidermis von *Lepismium radicans*. — Die Verschiedenheit der Cuticularbildungen letztgenannter Pflanze von den der Rhipsalis-Arten, auch der von *Rh. pendula*, ergiebt sich weiter aus folgendem Umstande. An Schnitten von sowohl aus Alkohol entnommenen, als auch lebenden Sprossen, die mit Kali behandelt, von diesem durch Auswaschen mit Wasser wieder befreit und dann in Glycerin aufbewahrt wurden, nahmen nach Verlauf von längerer Zeit sämtliche Cuticularbildungen lebhaft rosenrothe Färbung an, eine Erscheinung, die bei keiner anderen der hier behandelten Pflanzen wahrgenommen wurde. Woher diese Färbung rühren mag, darüber habe ich keine Vermuthung. — Die Aufnahme von Fuchsin, oder — was ja auch möglich wäre — von einem Theil der dasselbe zusammensetzenden Elemente, lässt sich auf zweierlei Weise erklären. Entweder die Molecüle der Cuticularpartieen verbinden sich mit den des Fuchsins — dann ist diese Cuticula chemisch verschieden von der der Rhipsalis, welche keine Verbindung mit dem Reagens eingeht; oder die Aufnahme der Fuchsinmolecüle besteht in einer blossen Einlagerung derselben zwischen die der Cuticularbildungen — dann ist die Anordnung der sonst gleichen Molecüle der letzteren verschieden von der, welche sie in den entsprechenden Theilen der Rhipsalis haben. In jedem Falle ist dargethan, dass unter den Cuticularbildungen verschiedener Pflanzen beträchtliche

Unterschiede bestehen können, und dass dies sogar bei so nahe verwandten Pflanzen, wie den hier behandelten, der Fall sein kann.

Verschieden von der eben besprochenen sind die Epidermen der meisten *Rhipsalis*-Arten gebaut.

Bei *Rh. Cassytha* bildet die Celluloselamelle unter den Cuticularschichten der Aussenwand eine zwar weniger starke, aber doch immer noch erheblich dicke Schicht; auch hier stellt die Grenze zwischen beiden auf dem Querschnitt eine vielfach hin und her gebogene Linie dar. Von den Cuticularschichten springen Fortsätze in die Radialwände vor, die, mit breiter Basis angesetzt, sich rasch verschmälern und hier ebenfalls vielfach durchbrochene Platten darstellen. An älteren Sprossen finden sich auch in den Innenwänden Platten von partiellen Cuticularisierungen, ähnlich wie sie bei *Lepismium radicans* beobachtet wurden.

Bei *Rh. Saglionis* ist die Celluloselamelle der Aussenwand der Epidermiszellen noch ungleich dünner als bei der vorigen Art. In den Innenwänden wurden keine Cuticularbildungen beobachtet, während bei *Rh. pendula*, die im Uebrigen ähnlich gebaute Epidermiszellen hat, die Cuticularfortsätze der Radialwände als kleine fussartige Erweiterungen in den Innenwänden endigen. Bei *Rh. paradoxa* ist die Celluloselamelle der Aussenwand der Epidermiszelle sehr zart, sodass sie nur auf besonders gelungenen Schnitten erkennbar wird. In den secundären Radialwänden der Zellen sind die Cuticularvorsprünge zart, und ragen nur wenig oder bis zur Mitte der Zellwand vor; in den primären Wänden dagegen sind sie breit, verschmälern sich aber vor dem Eintritt in die Innenwand plötzlich, und bilden in dieser kleine, fussartig nach beiden Seiten vorspringende Fortsätze.

Ähnlich ist die Epidermis von *Rh. carnosa* gebaut (Taf. XL, Fig. 34). Die Cuticularschichten erlangen eine ausserordentliche Mächtigkeit, a, während die darunter befindliche Celluloselamelle, b, kaum erkennbar ist. Die Fortsätze der Cuticularschichten durch die Radialwände sind wie bei voriger gebaut; allein es bilden sich nicht nur jene fussartigen Fortsätze in der Innenwand, sondern zwischen ihnen, unter dem Lumen der Zelle, partielle Cuticularisierungen, welche jedoch hier nicht, wie bei *Lepismium radicans*, als runde Knötchen, sondern als kleine sehr zarte Plättchen, c, erscheinen, die aber im Alter meist zu einem continuirlichen Ganzen verschmelzen. Bei Behandlung mit-Schwefelsäure bleiben diese Plättchen, wie früher die Knötchen, als Skelett zurück.

Rh. funalis, micrantha u. A. haben hinsichtlich der genannten Verhältnisse Aehnlichkeit mit der vorigen, nur fehlen die Plättchen in der Innenwand. Die Celluloselamelle auf der Innenseite der Aussenwand ist meistens so zart, dass man sie, zumal auf dickeren Schnitten, gewöhnlich nicht gewahrt. Erst auf sehr zarten, übrigens ziemlich schwer herstellbaren Präparaten ist ihr Vorhandensein zu erkennen, und es mag darin der Grund liegen, dass in Wigand's Abbildung die ganze Aussenwand als cuticularisirt dargestellt wird.

An frischen Präparaten lassen die Cuticularmassen keine Schichtung erkennen; nach Behandlung mit Schwefelsäure tritt diese dagegen meist scharf zu Tage.

Die ganze Epidermis ist überzogen von einer durch zahlreiche Risse gespaltenen Wachskruste, deren Entstehung jedoch nicht genauer verfolgt wurde.

Soviel über die Epidermis.

Der zweite Bestandtheil des Hautgewebes, das Hypoderma, hat mit der Epidermis keinen morphologischen Zusammenhang. Es wird in allen Fällen aus den äussersten Zelllagen der Rinde gebildet. Nur bei Rh. Cassytha stellt es, wie früher erwähnt, ein echtes Collenchym dar; doch finden sich die ersten Anfänge einer unregelmässigen Verdickung seiner Zellwände auch bei Rh. salicornioides und Rh. Lagenaria. In allen übrigen Fällen bildet das Hypoderma eine ein- bis dreischichtige Gewebelage, deren Elemente stärker oder schwächer verdickte, mit Tüpfeln versehene Wände haben, und kein Chlorophyll führen. Gewöhnlich ist ihr Inhalt wasserhell; in der Nähe der Achselsprosse mancher Arten dagegen, wie Rh. funalis, Rh. Cassytha, Lep. radicans u. s. w., von einem rothen Farbstoff tingirt.

Mit der Bezeichnung „Hautgewebe“ ist also in der Gruppe der Rhipsalideen kein morphologischer, sondern ein physiologischer Begriff verbunden. Sie umfasst zwei morphologisch verschiedene Dinge: die Epidermis, welche dem Dermatogen entstammt, und das Hypoderma, welches aus den äussersten Schichten der Rinde seinen Ursprung nimmt.

Am Schluss dieses Abschnittes soll noch eine genauere Erörterung jener eigenthümlichen pathologischen Erscheinung in der Epidermis von Rhipsalis micrantha erfolgen, deren schon früher

gedacht wurde. Wie erwähnt, führt die Oberhaut dieser Pflanze schmalere oder breitere Längsstreifen (Taf. XXXVI, Fig. 6 bei a), welche durch ihren schwachen Glanz in's Auge fallen. Manchmal nur ein- bis zwei Zelllagen breit, erreichen sie in andern Fällen einen Querdurchmesser von einem Millim. Ebenso gross sind ihre Unterschiede hinsichtlich der Länge. In ihrem Auftreten sind sie an keine besondere Stellen gebunden; man findet sie sowohl in den Thälern, als an den Kanten der Glieder. Auch in Bezug auf ihre Zahl an den verschiedenen Sprossen beobachtet man grosse Ungleichheiten; während man an manchen Gliedern kaum Spuren von ihnen gewahrt, nehmen sie in andern Fällen einen nicht unbedeutlichen Theil der Oberfläche des Stammes ein. Im Ganzen und Grossen lässt sich sagen, dass sie am zahlreichsten an den Sprossen auftreten, bei denen die Kanten am wenigsten ausgebildet sind, die sich also am meisten der Rundung nähern, während sie an den Gliedern mit weit vorspringenden Kanten in geringerem Grade vorhanden sind. Doch gilt dies keineswegs als Regel; es lassen sich vielmehr zahlreiche Ausnahmen von dem erwähnten Verhalten beobachten.

Die Zelltheilungen in diesen Streifen sind sehr unregelmässig. Während in den normal ausgebildeten Reihen die secundären Elemente polygonal und vorwiegend isodiametrisch sind, und gerade Wände führen, die nach ihrem relativen Alter verschieden stark verdickt sind, haben die Zellen jener Streifen eine sehr ungleiche Gestalt; zumal sind manche von ihnen der Längsaxe des Stammes parallel verlängert. Die Wände dieser Zellen bleiben stets dünn, und zeigen vielfach Biegungen. — Auf dem Querschnitt sind diese Elemente sehr niedrig (Taf. XXXVI, Fig. 8 bei a); ihre Aussenwände nur schwach verdickt. Die radialen Seitenwände sind entweder gerade, wie in dem dargestellten Falle, oder vielfach hin und her gebogen, der Umriss solcher Zellen daher weniger bestimmt. In noch andern Fällen endlich sind dieselben völlig collabirt.

Das Hypoderma unter den Streifen ist in den meisten Fällen kleinzelliger als im gewöhnlichen Zustande; manchmal sind seine Wände ebenfalls vielfach unregelmässig gekrümmt.

Die auffallendste Erscheinung in unsern anomalen Streifen bilden die Spaltöffnungen. Dieselben sind vollständig verkümmert; Schliesszellen lassen sich nicht erkennen. Der Spalt kann entweder gänzlich fehlen, oder nur als Linie angedeutet sein, oder er

kann eine gewisse Ausbildung erlangt haben, die jedoch das in Fig. 28 auf Taf. XL erreichte Stadium selten überschreitet, in welchem der Spalt in der Mitte der Zellen nur erst als kleine, längliche Oeffnung erscheint. In vielen Fällen ist der Spalt von einer unregelmässig contourirten weisslichen Masse umgeben (vergl. die citirte Abbildung und Fig. 30). Sehr häufig beobachtet man eigenthümliche von den Spaltwänden nach aussen vorspringende Zellstoffleisten (Taf. XL, Fig. 30 bei c), deren Ursprung aus diesen Wänden in manchen Fällen deutlich erkennbar, in andern aber nicht zu verfolgen ist.

Die den Spalt umgebenden Wände haben, wie die Theilungen der anomalen Epidermis überhaupt, eine sehr unregelmässige Lagerung (Taf. XL, Figg. 23, 24 und 25). Doch lassen sich in den meisten Fällen noch zwei oder drei der halbmondförmigen Wände erkennen, welche der Bildung der Schliesszellen vorausgehen; die späteren Theilungen innerhalb jener sind aber meist sehr abweichend; so kommt es z. B. nicht selten vor, dass Wände senkrecht auf den Spalt gerichtet sind (Taf. XL, Fig. 24).

Die Athemhöhlen unter diesen verkümmerten Spaltöffnungen sind manchmal nur klein, gewöhnlich aber grösser; ja sie erreichen in den meisten Fällen nahezu normalen Umfang (Taf. XL, Fig. 23 wo das punktirte Oval die Athemhöhle darstellt).

Gehen wir nun zur Entwicklungsgeschichte unserer anomalen Streifen. — Schon sehr früh sind die Zellreihen, welche dieselben zusammensetzen, erkennbar. Ihre Elemente haben eine, wenn auch etwas verschiedene, doch fast stets geringere Breite, als die der normal sich entwickelnden Reihen; der Inhalt der ersteren ist wasserhell, während die letzteren reichlich mit Protoplasma angefüllt sind. Dieser Unterschied wird in der weiteren Entwicklung beibehalten; die Zellen der Normalreihen beginnen sich in der früher beschriebenen Weise durch secundäre Wände zu theilen, ihr Inhalt besteht aus schaumigem Plasma; die Elemente der anomalen Reihen bleiben dagegen inhaltsarm, und theilen sich vorläufig noch nicht, oder nur durch vereinzelte unregelmässige Wände.

Die Zeit des Auftretens der Spaltöffnungen in den genannten Streifen, sowie die Art ihrer Entwicklung hängen wesentlich ab von der Breite, welche die Zellreihen derselben im Vergleich zu den normalen besitzen. Differirt ihr Querdurchmesser nur wenig von dem der letzteren, so beginnt die Anlage der Spaltöffnungen nur wenig später, als sie dort angefangen hat. Ist die Breite der



Zellreihen geringer, so hebt ihre Bildung später an, und beginnt bei den ganz schmalen erst relativ sehr spät, bleibt manchmal bei den ersten einleitenden Theilungen stehen, oder kann auch auf weite Strecken hin gänzlich in Wegfall kommen. — Der morphologische Gang der Entwicklung des gesamten Spaltöffnungsapparates ist in allen Fällen derselbe, welcher in den normal entwickelten Partien beobachtet wurde, mit dem Unterschiede nur, dass Sistirungen auf den ersten Stadien der Entwicklung in den anomalen Streifen häufiger vorkommen, als in den normalen.

Ist der Breitenunterschied der verschiedenen Zellreihen ein nur geringer, werden dementsprechend die Stomata in den anomalen schon relativ früh angelegt, so erreichen sie meist auch eine beträchtlichere Entwicklung. Nicht nur der Spalt wird bis zu einem gewissen Grade ausgebildet, es treten in den Schliesszellen auch die grösseren und dichteren Protoplasmaaballen auf, welche später das Chlorophyll darstellen. Nun erst tritt eine Störung ein, welche den Collapsus der Schliesszellen bewirkt. Worin der störende Einfluss bestehen mag, lässt sich mit Sicherheit nicht angeben; wie es scheint, ist es besonders Mangel an Raum, welcher die Schliesszellen an der Weiterentwicklung verhindert.

Der Collapsus der Schliesszellen selbst zeigt Verschiedenheiten. Es können die Aussenwände sich flach an die inneren legen, wie in Fig. 33 die rechts befindliche Wand; oder sie können beim Zusammenfallen sich in mehr oder weniger zahlreiche Falten legen, wie in Fig. 27, einem sehr jugendlichen Zustande (die punktirte Linie stellt die oberen Ansatzstellen der Schliesszellen dar), und Fig. 26, wo die Lumina der Zellen schon völlig geschwunden sind. Findet der erstere Modus des Collapsus statt, so erscheinen die Wandungen des Spaltes später entweder einfach stärker verdickt, oder — und dies hängt wesentlich ab von der Stärke, welche die Wände der Schliesszellen vor dem Zusammenfallen erlangt hatten — von einer mehr oder weniger dicken weisslichen Masse umgeben (Taf. XL, Fig. 28). Collabiren dagegen die Schliesszellen auf die zweite der genannten Arten, so trifft man später die eigenthümlichen Vorsprünge an den Spaltwänden, deren schon oben erwähnt wurde (Taf. XL, Fig. 31).

Allein nicht alle jene Leisten haben gleichen Ursprung. Bei genauer Durchmusterung derselben findet man Fälle, in denen sie den Spaltwänden nicht angelagert, sondern direct aus ihnen hervorgewachsen sind, also Auswüchse der letzteren darstellen (Taf. XL,

Fig. 30, c). In diesen Fällen werden die collabirten Zellwände der Schliesszellen, die immer noch, wenn auch mit matterer Färbung, sichtbar sind, von den Leisten emporgehoben, und erhalten dadurch buchtig geschweiften Umriss. — Der Umstand, dass ich die Entstehung solcher Vorsprünge aus den collabirenden Wänden der Schliesszellen direct beobachtet hatte, ferner die grosse Aehnlichkeit dieser Bildungen, gleichviel welchen Ursprungs, im fertigen Zustande, hielten mich lange in der Meinung, die letztgenannte Entstehungsart sei die einzig vorkommende. Allein sowohl die vorhin erwähnten Vorkommnisse, als vor Allem die Beobachtung eines auffallenden einseitigen Auswuchses einer Zellwand führten mich zu der Ueberzeugung, dass ein Theil jener Leisten aus Excrenzen der Spaltwände besteht. Die Figg. 25 und 29 auf Taf. XL stellen den genannten Fall dar; erstere im verkleinerten Maassstabe mit den umgebenden Wänden, letztere die gerade Wand mit dem Auswuchs stärker vergrössert. Jede andere Annahme ausser der, dass der auffallend geformte Vorsprung eine Excrenzenz der geraden Wand bildet, erscheint hier unzulässig.

Wir wären damit zu der immerhin bemerkenswerthen Thatsache gelangt, dass die Spaltwände der Schliesszellen unserer Spaltöffnungen, wenn sie in ihrer Entwicklung durch äussere Einflüsse gestört werden, ihr Wachstumsbestreben durch Bildung eigenthümlicher Auswüchse befriedigen können.

Genau dasselbe vermag, wie ich wiederholt beobachtet habe, auch die Wand, welche die Athemböhle herstellt. In einem solchen Falle war nach Anlegung zweier der bekannten halbmondförmigen Wände in der Mutterzelle der Spaltöffnung als dritte Wand eine gerade gefolgt und damit die weitere Theilung abgeschnitten. Die Wand der darunter gelegenen Hypoderma-Zelle, welche bei normaler Weiterentwicklung des Apparates die Athemböhle producirt hätte, musste sich jetzt mit der Bildung eines nach beiden Seiten vorspringenden Zellstoffwulstes begnügen (Taf. XL, Fig. 32; die punktirte Linie stellt die Epidermis dar).

Es wird kaum nöthig sein, darauf hinzuweisen, dass auch die zuletzt angeführten Thatsachen mit Entschiedenheit dafür sprechen, dass den Wänden, welche die Intercellularräume sowohl der Spaltöffnungen, wie der Athemböhlen erzeugen, ein selbstthätiges Wachstum zuzuschreiben ist.

Nachdem auf die vorhin beschriebene Art der Collapsus der Schliesszellen erfolgt ist, sind auch die dieselben zunächst um-

gebenden beiden halbmondförmigen Zellen, welche bei der Ausübung der physiologischen Thätigkeit des Apparates ohne Zweifel eine wichtige Rolle spielen, functionslos geworden. In ihnen können nun — ganz gegen die in gesunden Spaltöffnungen zu beobachtende Regel — nach verschiedenen Richtungen orientirte Wände auftreten; unter anderen auch solche, welche senkrecht auf den Spalt gerichtet sind (Taf. XL, Fig. 24). — Während der nun erfolgenden Ausbildung des Stammes beginnen auch die Elemente der anomalen Streifen sich durch secundäre Wände zu theilen, und zwar in einer, wie schon erwähnt, von der normalen gänzlich abweichenden, unregelmässigen Weise. Sind die Streifen schmal, so bleiben die ursprünglichen Zellreihen meist auch im Alter noch erkennbar; haben sie dagegen eine grössere Breite, so ist von den Längsreihen später nichts mehr wahrzunehmen.

Ein Versuch zur Erklärung der geschilderten eigenthümlichen Epidermisstreifen von *Rh. micrantha* soll unter Zuhülfenahme der Descendenztheorie am Schluss des ersten Theiles dieser Arbeit gemacht werden.

#### Anordnung der Gefässstränge auf dem Querschnitt.

Von der Betrachtung des Hautgewebes zu der des Fibrovasalsystems und des Grundgewebes übergehend, soll zunächst die Lagerung der Gefässbündel auf dem Querschnitt des Stammes erörtert werden.

Möge mit den einfachsten Fällen begonnen und als erstes Beispiel *Rhipsalis rhombea* gewählt werden. — Der Querschnitt eines Sprosses mit  $\frac{1}{2}$  Stellung der Blätter (Taf. XLI, Fig. 7) bildet eine schmale bandartige Fläche, deren mittlerer Theil nach beiden Seiten etwas verdickt ist. In diesem liegt der normale Holzkörper, der in Zukunft einfach als Holzkörper bezeichnet werden mag, und hier eine ovale oder verlängert elliptische Gestalt hat, deren grösserer Durchmesser mit dem Medianschnitt zusammenfällt.

Der Holzkörper ist zusammengesetzt aus einzelnen Gefässbündeln, die durch ein je nach der Kräftigkeit der Sprosse verschieden lebhaft sich theilendes Cambium verbunden sind. An den beiden Enden ist der Körper entweder offen oder geschlossen, je nachdem gerade Bündel eingetreten sind oder eintreten wollen. Grössere und kleinere Stränge wechseln in regelloser Folge mit

einander ab; nur beobachtet man die bemerkenswerthe Thatsache, dass die an den Enden der Ellipse gelegenen Bündel meist immer kleiner sind, als die an den grösseren Seiten liegenden, ein Umstand, der in der Entwicklungsgeschichte seine Aufklärung finden wird. — Ausser den Strängen des Holzkörpers findet sich nun in der Rinde eine grosse Anzahl kleiner Gefässbündel, die ich einfach mit dem Namen Rindenbündel bezeichnen will. Sie liegen in den beiden lang vorspringenden Flügeln der Rinde entweder einzeln, zu zwei oder, jedoch seltener, zu drei oder vier zusammen. In den letzteren Fällen sieht man sie sehr häufig seitlich oder mit ihren einander zugekehrten Holztheilen vereinigt, und Querschnitte durch grössere Glieder zeigen alle Stadien von vollständiger Vereinigung bis zu völliger Trennung zweier oder mehrerer Bündel.

Die bezeichneten Rindenstränge haben ein offenes Cambium, und erhalten ihre Fortbildungsfähigkeit bis in's höchste Alter des Stammes. Sie unterscheiden sich — und das mag hier vorweg bemerkt werden — in nichts von den Fibrovasalsträngen des Holzkörpers, als in dem einen Punkte, dass sie niemals und bei keiner Art Libriformzellen erzeugen. Auf dem Längsschnitt gesehen, stellen sie ein dichtes Geflecht dar, das durch die zahlreichen Anastomosen und Trennungen seiner Elemente eine netzartige Structur erhält (Taf. XLI, Fig. 9).

Alles über *Rh. rhombea* Gesagte gilt für sämtliche Arten der *Alatae* und die scharfkantigen Formen von *Lepismium*, mit dem Unterschiede nur, dass, sobald die Rindenbildung in den Flügeln stärker wird, auch die darin gelegenen Bündel in ihrer Lagerung mehr Spielraum erhalten, und seitlich weiter auseinanderrücken (Taf. XLI, Fig. 14). In den meisten Fällen stellen sie dann zwei Reihen von Bündeln dar, die zu je zwei einander gegenüber liegen oder mit den Holztheilen vereinigt sind, und die Basttheile nach den Aussenseiten des Stammes kehren. — Von den genannten Arten macht nur *Rhipsalis carnosa* eine Ausnahme (Taf. XLI, Fig. 16). Die Pflanze hat kräftige, fleischige Sprosse, in denen überall in der Rinde, auch in Richtung des durch die Axe des Stammes geführten Lateralschnittes, stärkere Parenchymbildung stattfindet. Dem entsprechend werden ausser den Rindenbündeln in den Flügeln auch noch solche rings um den normalen Holzkörper erzeugt. Diese sind klein, bilden meist nur eine Reihe, und kehren fast stets den Holztheil nach dem Innern, den Basttheil nach der Peripherie des Stammes.

Sind mehr als zwei Flügel am Stamm vorhanden, wie es bei vielen langen Gliedern der *Alatae*, den Arten der *Angulosae*, manchen Sprossen von *Lepismium radicans* und allen von *Lep. Knightii* und *Pfeiffera cereiformis* der Fall ist, so bleiben die Verhältnisse in Bezug auf die Lagerung der Bündel ganz dieselben, wie bei den zweiflügligen Arten, nur dass dann der Holzkörper eine drei- oder vierkantige, oder rundliche Gestalt annimmt (Taf. XL, Figg. 40, 41, 42, 43 und Taf. XLI, Fig. 8). Die Zahl der Rindenbündel ist meist eine sehr beträchtliche, jedoch nach der Grösse der Arten und der Stärke der Sprosse bedeutenden Schwankungen unterworfen. Auf den Querschnitten mässiger Sprosse von *Rh. paradoxa* trifft man 40—60, bei stärkeren Sprossen aber weit mehr. Diese Art ist die einzige von den genannten, welche auch an den mit den Flügeln alternirenden Stellen je ein, zwei oder drei Rindenbündel führt (Taf. XL, Figg. 40 u. 41).

Von den Formen der *Angulosae* gehen wir über *Rh. micrantha* zu den Arten der *Teretes* über, in deren Typen sich aber einige Verschiedenheiten zeigen. Am einfachsten gestaltet sich das Verhältniss im ersten derselben, den *Rh. funalis* repräsentiren möge (Taf. XLI, Fig. 12). Der Holzkörper hat, wie der Stamm, eine runde Gestalt, und ist bei normalen Gliedern aus etwa 14—16 Strängen zusammengesetzt. In der kräftig entwickelten Rinde finden sich meist gegen 30 kleine Bündel, die einzeln oder in kleinen Gruppen von zwei, drei oder vier beisammen liegen. In letzterem Falle sind stets die Holztheile einander zu-, die Basttheile abgekehrt und die Gruppe ahmt dann in Bezug auf die Lagerung der Bündel einen kleinen Holzkörper nach. — Mit der beschriebenen Art im Wesentlichen übereinstimmend sind sämtliche Formen des ersten Typus der *Teretes*.

Eine auffallende Verschiedenheit im anatomischen Bau zeigen die verschiedenen Glieder der Arten des zweiten Typus, z. B. *Rh. Saglionis*. Die langen Sprosse haben ein wohl ausgebildetes Mark, das von einem Holzkörper umgeben ist, welcher meist aus etwa 12 Bündeln zusammengesetzt ist (Taf. XLI, Fig. 3). Die Rindenbündel sind sehr klein, und liegen einzeln oder zu je zweien zusammen. — Ganz verschieden hiervon haben die kurzen Glieder ein äusserst kleines Mark (Taf. XLI, Fig. 4) und einen aus nur sehr wenigen Bündeln bestehenden Holzkörper; ihre Zahl beträgt meist 4 oder 5, manchmal 6 oder auch nur 3. Das Mark kann hin und wieder fast völlig fehlen, ja es ist mir ein Fall vorge-

kommen, in welchem die drei den Holzkörper bildenden Bündel mit ihren Xylemtheilen vereinigt waren, und gar kein Mark zwischen sich erkennen liessen. Ganz entgegengesetzt ist die Rinde sehr mächtig entwickelt, doch sind die in ihr befindlichen Bündel nur sehr klein und in geringer Anzahl vorhanden. — Das Genauere über den Bau dieser Sprosse, denen die von *Rh. mesembryanthoides* ähnlich sind, wird in der Histologie vorkommen.

Ähnlichen Unterschieden, wie wir sie eben fanden, begegnen wir im dritten Typus der *Teretes*, allein hier finden sich die Verschiedenheiten im Bau an verschiedenen Stellen desselben Sprosses. Das Mark des verdünnten stielartigen Theiles ist nur klein; die dasselbe umgebenden Gefässbündel bilden aber eine compacte, in ihren Basttheilen verschmolzene Masse von bedeutender Festigkeit. Die Rinde ist nur schwach entwickelt und führt nur wenige Bündel (Taf. XLI, Fig. 11). — Umgekehrt erreicht sie im oberen verdickten Theile eine bedeutende Stärke mit einer grösseren Zahl von Strängen (Taf. XLI, Fig. 10). Das Mark hat hier einen etwas grösseren Durchmesser, als im unteren Theile, und ist auch von einer höheren Anzahl von Gefässbündeln umgeben; doch sind diese ungleich schwächer entwickelt, als die des unteren Theiles. Im Ganzen entspricht der dünne stielartige Theil des Gliedes annähernd dem langen, und der obere verdickte Theil dem kurzen Spross im vorigen Typus.

Einen von dem aller übrigen Arten am weitesten abweichenden Bau besitzt *Lepismium sarmentaceum* (Taf. XLI, Fig. 13). Ausser den normalen Gefässbündeln, welche sich hinsichtlich ihrer Anordnung wie die Arten des ersten Typus der *Teretes* verhalten, hat diese Pflanze nahe der Peripherie ihres Querschnittes, dicht unter der Epidermis, einen Ring von isolirten Bastzellgruppen (Taf. XXXIV, Fig. 6 bei b). Diese folgen auf einander fast ununterbrochen, sind in einer Zahl von 40—50 vorhanden und geben dem Stamm eine bedeutende Festigkeit. Auf dem Längsschnitt gesehen, stellen sie Stränge dar, die vielfach mit einander anastomosiren und häufig blind endigen. Sie nehmen ihren Ursprung im Parenchym nahe unter den Ansatzstellen der Blätter, und endigen entweder über den nächstfolgenden Blättern blind oder biegen ihnen seitwärts aus.

### Histologie.

Ich komme nun zur Erörterung der histologischen Verhältnisse der Arten, deren vergleichende Betrachtung einige nicht uninteressante

Punkte darbietet. Nicht nur, dass sich auch hier, wie im Bau des Hautgewebes, innerhalb einzelner Gruppen und bei verwandten Arten dieselben typischen Bildungen wiederholen: hier vor Allem zeigt es sich in klarer Weise, wie die Anpassung an verschiedene Lebensverrichtungen im Stande ist, morphologisch gleichwerthigen Gebilden eine jenen Verhältnissen entsprechende differente anatomische Structur zu ertheilen. Besonders ist es der Umfang und die Ausbildung des Markes und der Rinde, sodann die Stärke des Holzkörpers und die elementare Zusammensetzung seiner Bündel, welche hier in Betracht kommen. Bei der Darstellung soll genau der früher eingeschlagene Gang beobachtet, und die Arten in der oben erwähnten Anordnung einzeln besprochen werden. Bemerkt sei noch, dass da, wo Maassverhältnisse angegeben werden, überall Mittelwerthe gemeint sind. Es sei ferner ein für allemal vorausgeschickt, dass die Rindenbündel nie Libriformzellen führen.

#### **Pfeffera S.**

*Pf. cereiformis* S. Wie in der äussern Erscheinung, so gleicht die Pflanze auch im innern Bau manchen *Cereus*-Arten vollkommen. Die Rinde fühlt sich eigenthümlich weich an; ihr Parenchym ist sehr elastisch, eine Eigenschaft, welche den meisten *Rhipsalideen* gar nicht oder doch nur in sehr geringem Grade zukommt. Die Rindenzellen sind sehr gross, im Durchmesser etwa  $\frac{1}{4}$  Mill.; die Markzellen dagegen sehr klein, von nur etwa  $\frac{1}{10}$  Mill. Durchm. Das Verhältniss der Durchmesser von Mark und Rinde ist ein sehr grosses, in Bezug auf die Länge von einer Kante zur andern, wie 1:24, in Bezug auf die mit den Kanten alternirenden Punkte wie 1:13. — Das Mark ist von etwa 5 Bündeln umgeben, deren Xylemtheil stark entwickelt ist, und viele Spiral- und Ringgefässe, dagegen wenig Libriform enthält. Der Phloemtheil besteht aus einer mächtigen Schicht von Weichbast (*Protophloemzellen* Russow's) und wenig echtem Bast, der seine Wände aber im ersten Jahre nicht verdickt. Die Rindenbündel sind sehr klein, führen aber sonst dieselben Elemente, wie die Stränge des Normalkreises.

#### **Lepismium Pfr.**

Die Textur des gesammten Gewebes der hierher gehörigen Pflanzen ist fester, widerstandsfähiger. Bei *Lep. sarmentaceum* wird an der Peripherie ein Ring von Bastzellgruppen erzeugt, der zur Festigung des Ganzen beiträgt; bei den andern Arten ist dieser Ring zwar nicht vorhanden, dafür aber die Libriform- und Bastbildung in den Bündeln des Normalkreises, wie die Erzeugung des

**Bastes** in den Rindenbündeln ungleich kräftiger, als bei der vorhergehenden. Das Chlorophyll der äusseren Rindenzellen ist bei allen Arten sehr grosskörnig, rundlich oder oval.

**L. sarmentaceum** Vöcht. Der stumpfkantige Spross (Taf. XLI, Fig. 13) hat etwa  $3\frac{1}{2}$  Mill. im Durchmesser. Das kleine Mark verhält sich zur Rinde im Durchmesser wie 1:13. Die Markzellen sind klein, rundlich oder polyedrisch und von etwa  $\frac{1}{10}$  Mill. Durchm. Die Rindenzellen im innern sind gross, etwa  $\frac{1}{10}$  Mill. im Durchm., werden aber nach aussen immer kleiner. Die Bündel des Holzkörpers dieser Art sind kleiner, als die der beiden andern Arten; sie führen im Xylemtheil Spiral- und Ringgefässe nebst etwas Libriform; im Phloemtheil Weichbast und nach aussen einige echte Bastzellen. Die Rindenbündel haben mit Ausnahme des Libriforms dieselben Elemente (Taf. XLII, Fig. 8).

**L. Knightii** Pfr. Das Grössenverhältniss von Rinde und Mark fällt hier etwas mehr zu Gunsten des letzteren aus. Es verhält sich sein Durchm. zu dem der Rinde von Kante zu Kante wie 1:10 $\frac{1}{2}$ , an den mit den Kanten alternirenden Punkten aber wie 1:5. Die Grösse der Markzellen beträgt ungefähr  $\frac{1}{8}$  Mill.; sie sind polyedrisch, die innersten dünn-, die äusseren, der Markscheide näher liegenden derbwandig und getüpfelt. Die innersten Rindenzellen sind gross, bis zu  $\frac{1}{2}$  Millim.; die mehr nach aussen gelegenen sind aber immer kleiner. Der Holzkörper besteht aus etwa 12—14 Bündeln mit kräftiger Libriform- und Bastbildung, welche letztere auch den Rindensträngen zukommt.

**L. radicans** Vöcht. Die Grössen der Sprosse dieser Art sind sehr verschieden. Es giebt zweiflüglige Glieder, welche im Medianschnitt 12 Mill. messen, und solche, welche unter 3 Mill. breit sind. Hiernach ist dann auch das Verhältniss der Grösse des Markes zu der der Rinde ein äusserst schwankendes. In einem vor mir liegenden Falle verhält sich der Durchmesser des Markes zu dem der Rinde in der Richtung des Lateralschnittes, wie 1:3 $\frac{1}{2}$ , zu dem in der des Medianschnittes, wie 1:9. Die Markzellen verhalten sich wie die der vorigen Art, nur dass sie meist etwas grösser sind, etwa  $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{5}$  Mill. — Im Holzkörper, der bei den zweiflügligen Gliedern meist aus etwa 12 Bündeln zusammengesetzt ist, geht eine kräftige Bildung von Libriform und Bast vor sich; ebenso enthalten die Rindenbündel ausser dem stark entwickelten Weichbast meist eine relativ mächtige Lage echten Bastes (Taf. XLII, Fig. 5). Auch bei dieser Pflanze beobachtet man hin und wieder



Anklänge an die Bastbündelbildung von *Lep. sarmentaceum*, indem der letzte Strang in den weit vorspringenden Flügeln manchmal eine isolirte Bastzellgruppe darstellt. — Das Verhältniss der Grösse des Markes zu der der Rinde in den drei- und vierkantigen Sprossen verhält sich in entsprechender Weise.

#### **Rhipsalis Gärtn.**

I. Gruppe: *Alatae*. Führen dickwandige Parenchymzellen und grosse Saftzellen in Mark und Rinde. Die Markzellen sind entweder ebenso gross, oder etwas grösser, als die Rindenzellen. Die Bildung des Libriforms und Bastes geht in den Gefässbündeln aller Arten sehr kräftig von statten. Das Mark der langen zweiflügligen oder mehrkantigen Sprosse ist umfangreicher; die Zahl der dasselbe umgebenden Bündel grösser, als bei den kürzeren, zweiflügligen, blattartigen Gliedern, bei welchen aber die Flügelbildung ungleich stärker ist (cf. Taf. XLI, Figg. 7 u. 8). Die Verhältnisse der Mark- zu den Rindendurchmessern sind hier in Zahlen nicht angegeben, weil dadurch keine Anschaulichkeit erzielt werden konnte.

*Rh. crispata* Pfr. Das Mark besteht aus grossen Elementen, die meist bis zu  $\frac{1}{4}$  Mill. im Durchmesser haben, und oft sämmtlich im Alter ihre Wände verdicken. Die Rindenzellen sind durchschnittlich kleiner, gegen  $\frac{1}{4} - \frac{1}{10}$  Mill. im Durchm. Die dickwandigen Zellen liegen im innern Theile der Rinde zerstreut, bilden aber nahe der Peripherie, durch 1—2 Zelllagen vom Hypoderma getrennt, eine ziemlich ununterbrochene Schicht.

*Rh. rhombea* Pfr. (Taf. XLI, Figg. 7 u. 8). Schliesst sich in allen Stücken an die vorige, mit dem Unterschiede nur, dass sie in den äussern Zelllagen der Rinde chlorophyllreicher ist, und daher eine im Ganzen dunkler grüne Färbung besitzt.

*Rh. Swartziana* Pfr. Die Markzellen sind durchschnittlich etwas kleiner, als die Rindenzellen; sie messen  $\frac{1}{8} - \frac{1}{10}$  Mill., während die letzteren  $\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$  haben. Dickwandige Parenchymzellen finden sich in der Weise und Anordnung, wie bei den beiden früher genannten Arten. In den Rindenzellen ist reichlich und sehr grobkörniges Chlorophyll vorhanden, welches den Sprossen eine dunkel grüne Farbe ertheilt.

*Rh. pachyptera* Pfr. Die Markzellen haben im ausgewachsenen Zustande eine Grösse von  $\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$  Mill. im Durchm.; die Rindenzellen sind etwas kleiner. Dickwandige Parenchymzellen treten an denselben Orten auf, wie bei den früher genannten Arten. Die röth-

liche Farbe, welche die Sprosse dieser Art haben, rührt von einem Farbstoffe her, welcher den Inhalt der Zellen des Hypoderma schwach tingirt.

*Rh. carnosa* Vöcht. Mark- und Rindenzellen sind etwa gleich-gross, von  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Mill. im Durchm. Dickwandige Parenchymzellen wie bei den früheren. Die äusseren Rindenzellschichten sind reichlich mit Chlorophyll angefüllt, welches den Gliedern die ihnen eigne saftgrüne Farbe ertheilt. — In älteren Sprossen besteht oft das ganze Mark aus Zellen mit stark verdickten Wänden. Wie schon erwähnt, führt diese Pflanze auch parallel den grossen Seiten des Holzkörpers Rindenbündel (Taf. XLI, Fig. 16).

II. Gruppe: *Angulosae*. Typischer Bau bei *Rh. paradoxa* und *Rh. pentaptera*. Sie haben eine sehr geringe Mark-, dagegen mächtige Rindenbildung. Die Entwicklung des echten Bastes geht in sämmtlichen Bündeln, die des Libriforms in den des Normalkreises in sehr kräftiger Weise vor sich. Dickwandige Parenchymzellen wurden im Marke der beiden genannten Arten nicht beobachtet, finden sich aber häufig in der Rinde in der schon in voriger Gruppe beobachteten Anordnung unter dem Hypoderma.

*Rh. paradoxa* S. (Taf. XL, Figg. 40 u. 41). Ein normales Glied hat auf dem Markdurchmesser etwa 9—10 Zellen, welche eine durchschnittliche Grösse von  $\frac{1}{11}$  Mill. haben. Die Rindenzellen sind beträchtlich grösser; die inneren messen gegen  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Mill., während die äusseren kleiner werden.

*Rh. pentaptera* Pfr. (Taf. XL, Fig. 42). Das Mark hat auf dem Durchmesser etwa 7—9 Zellen, welche einen mittleren Durchmesser von  $\frac{1}{11}$ — $\frac{1}{12}$  Mill. haben. Sie sind polyedrisch, haben mässig verdickte Wände und führen nur kleine Interzellularräume zwischen sich. Die Rindenzellen sind rundlich oder oval, und im Durchm. etwa  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Mill. gross.

*Rh. micrantha* DC. (Taf. XL, Fig. 43). Nähert sich auch im innern Bau mehr den *Teretes*. Das Mark ist etwas grösser, als bei den früheren Arten; es hat auf dem Durchmesser etwa 10—12 Zellen, deren Grösse ungefähr  $\frac{1}{11}$  Mill. im Durchm. beträgt; während die der Rindenzellen sich auf  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Mill. beläuft; die ersteren haben eine polyedrische Gestalt; die letzteren sind rundlich oder oval, und führen zumal im äussern Theile reichlich Chlorophyll. Dickwandige Parenchymzellen finden sich in Mark und Rinde. — In den Rindenbündeln ist die Bildung des Weichbastes sehr kräftig, die des echten Bastes dagegen geringer.

### III. Gruppe: Teretes.

1. Typus. Mit der Verschiedenheit in der Lagerung der Spaltöffnungen geht noch eine andere Hand in Hand. Diejenigen Arten, welche Vorhöfe vor den Spaltöffnungen führen, haben sowohl im Mark, wie in der Rinde dickwandige Parenchymzellen, während die Formen, bei denen die Stomata auf den Höhenzügen der Epidermis liegen, keine oder nur äusserst spärliche derbwandige Parenchymzellen besitzen.

1. Untergruppe. Mit dickwandigen Parenchymzellen in Mark und Rinde. Hierher die beiden robusteren Arten.

*Rh. floccosa* S. In Sprossen von mittlerer Stärke hat das Mark etwa 12 Zellreihen auf dem Durchmesser, deren Elemente ungefähr  $\frac{1}{2}$  Mill. messen. Die Rinde ist stark entwickelt; ihre Zellen haben eine durchschnittliche Grösse von  $\frac{1}{2}$ – $\frac{1}{3}$  Mill. Die Rindenbündel dieser Art (Taf. XLII, Fig. 6) haben bei einem Xylemtheil mittlerer Grösse einen sehr stark entwickelten Weichbast, während der echte Bast nur sehr geringe Entwicklung erfährt. Die Sprosse dieser Pflanze haben meist stets eine dunkler grüne Farbe, als die der folgenden Art; dies rührt daher, dass hier die dickwandige Zellzone der Rinde von dem Hypodermis durch eine meist dreischichtige Zellzone getrennt ist, welche dünne Wände führt und durch reichen Chlorophyllgehalt den Gliedern die dunkelgrüne Färbung ertheilt.

*Rh. funalis* S. (Taf. XLI, Fig. 12). Das Mark von Sprossen normaler Stärke hat auf dem Durchmesser 12–13 Zellen, welche gegen  $\frac{1}{3}$  Mill. messen. Die Rindenzellen sind etwas grösser, und haben gegen  $\frac{1}{2}$  Mill. im Durchmesser. — Die Rindenstränge dieser Art (Taf. XLII, Fig. 1) haben eine eigenthümliche Structur; die meisten derselben sind schmal, haben einen kräftig entwickelten Xylemtheil von verlängerter Gestalt, während der Bast und Weichbast mässig entwickelt sind. — Die dickwandige Parenchymschicht in der Rinde liegt bei dieser Pflanze dichter unter dem Hypodermis, meist nur durch eine Zelllage von ihm getrennt, welche im späteren Alter ebenfalls noch ihre Wände verdickt. Hierin und in dem geringeren Chlorophyllgehalt der Rindenzellen liegt der Grund, dass die Sprosse, besonders die älteren, eine mehr gelblich grüne Farbe besitzen.

Es ist hier noch einer Eigenthümlichkeit zu gedenken, welche die Rindenzellen dieser Pflanze besitzen. Die Wände derselben führen nämlich auf den Innenseiten sehr zarte Streifung (Taf. XL,

Fig. 38). Die Streifen laufen auf weitere Strecken parallel neben einander, bilden hin und wieder Anastomosen, theilen sich oder vereinigen sich mit einander. Auf dem Querschnitt gesehen, bilden sie schwache Verdickungen der Wand (Taf. XL, Fig. 39), welche eine etwas ungleiche Breite haben. Diese Streifen stellen eine erste Andeutung des auch sonst im parenchymatischen System dieser Pflanzen vorkommenden Ring- und Spiralbildung dar.

2. Untergruppe. Die hierher gehörigen Arten haben keine oder nur sehr wenige dickwandige Parenchymzellen.

*Rh. conferta* S. Das Mark ist klein; es hat etwa 7—9 Zellen im Durchmesser, welche polyedrische Gestalt und eine Grösse von  $\frac{1}{8}$ , manchmal aber auch nur  $\frac{1}{10}$  Mill. im Durchmesser haben. Die Zellen der Rinde sind grösser, rundlich oder oval, und von  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  Mill. im Durchm. — Bei den Rindenbündeln ist der Xylemtheil und Weichbast nur mässig, der echte Bast aber auffallend kräftig entwickelt.

*Rh. Cassytha* Gaertn. Hat keine dickwandige Parenchymzellen. Das Mark ist sehr klein, hat auf dem Durchmesser 9—10 Zellen von  $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{10}$  Mill. Durchm.; die Wände dieser Zellen werden im Alter derber, ohne aber die Structur der dickwandigen Parenchymzellen anzunehmen. Die Elemente der Rinde sind beträchtlich grösser, und haben etwa  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  Mill. im Durchm. — Der echte Bast erlangt bei dieser Pflanze keine grosse Ausbildung; in den Bündeln des Normalkreises ist der Basttheil nur klein, in den Rindensträngen fehlt er entweder vollständig, oder besteht nur aus ganz wenigen Elementen (Taf. XLII, Fig. 3). Der Weichbast dagegen erlangt eine sehr kräftige Ausbildung, und ebenso in älteren Gliedern das Libriform.

*Rh. pendula* Vöcht. Bei dieser Pflanze ist die innere Differenz zwischen den langen und den kürzeren, dünneren Sprossen mit grosser Schärfe ausgeprägt.

Die langen Sprosse haben ein weites Mark (Taf. XLI, Fig. 2) das sich auf dem Stammdurchmesser zur Rinde wie etwa 1 : 1 verhält, ein Verhältniss, das in der ganzen Gruppe nur bei dieser Art erreicht wird. Die Markzellen sind gross, durchschnittlich erreichen sie  $\frac{1}{4}$  Mill., die grösseren aber bis  $\frac{1}{2}$  Mill. im Durchmesser. Grössere und kleinere sind über den ganzen Querschnitt, der etwa 12—13 Zellen auf dem Durchmesser hat, ordnungslos vertheilt; nur die der Markscheide nahe gelegenen sind regelmässig etwas kleiner. — Sie verdicken ihre Wände schon früh beträchtlich, und

führen behöfte Tüpfel, eine im parenchymatischen Gewebe seltene Erscheinung. In den ältesten Schichten der Zellwand ist der Tüpfel rundlich oder oval, in den nach innen folgenden wird er schmaler und endigt in der innersten Schicht meist als schmaler Spalt mit haarartig feinen Spitzen. Der correspondirende Tüpfel in der zur Nachbarzelle gehörenden Wand ist mit dem vorigen gekreuzt oder dazu geneigt, eine Neigung, welche die verschiedensten Grade, von  $90^\circ$  an bis auf wenige herab, annehmen kann. In allen genau untersuchten Fällen war die ursprüngliche Zellwand noch erhalten, der Tüpfel stets geschlossen. Ob dies aber auch im Alter noch der Fall ist, weiss ich nicht, da die mir zur Verfügung stehenden Stücke über das mittlere Alter nicht hinausreichen. Soviel mir bekannt, sind behöfte Tüpfel im Mark noch nicht gefunden worden. Hofmeister (Pflanzenzelle, pag. 184) führt nur zwei Fälle ihres Auftretens im Parenchym an, nämlich in der die Gefässbündel des Blattes der Kiefer umgebenden Zellschicht nach Hartig, und in der secundären Rinde von *Melaleuca styphelioides* nach Sanio. Hierzu würde sich also der beschriebene Fall ihres Vorkommens im Marke als dritter gesellen. — Die Rindenzellen sind zartwandig, wie sonst ohne Tüpfelung der Wände. — In den Strängen des Normalkreises geht schon früh die Bildung des Libriforms und Bastes in ausgezeichneter Weise vor sich; der ganze Holzkörper zählt gegen 20 und mehr Bündel. Die Rindenstränge haben einen nur kleinen Xylem-, dagegen einen auffallend kräftigen Basttheil, der meistens eine verbreiterte Gestalt hat (Taf. XLII, Fig. 2), oft eine noch bedeutend breitere als in dem dargestellten Falle.

Ganz verschieden hiervon gebaut sind die dünneren kürzeren Glieder (Taf. XLI, Fig. 1). Es giebt Fälle, in denen sich das Mark zur Rinde auf dem Durchmesser verhält wie  $1:5\frac{1}{2}$ ; es kommen aber auch, und zwar in grosser Anzahl, solche vor, in denen sich das Verhältniss herausstellt, wie  $1:18$ . Im letzteren Falle hat das Mark etwa 4 Zellen im Durchmesser, die gegen  $\frac{1}{17}$ — $\frac{1}{18}$  Mill. messen, dünnwandiger sind und keine Tüpfel führen. — Die Rindenzellen sind grösser und haben etwa  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{11}$  Mill. im Durchm. — Die Verhältnisse sind hier also gerade umgekehrt, wie bei den langen Gliedern. Die Ausbildung der Gefässbündel geht hier ungleich langsamer vor sich, als dort; das Libriform entwickelt sich später, und ebenso der Bast, der auch nie die Stärke erreicht, welche

er dort erhält. In den Rindenbündeln fehlt er entweder ganz, oder besteht aus nur ganz wenigen Elementen.

2. Typus. Die hierher gehörigen Arten haben keine dickwandige Parenchymzellen.

Rh. Saglionis Lem. In normal entwickelten langen Sprossen (Taf. XLI, Fig. 3) verhält sich das Mark zur Rinde auf dem Durchmesser, wie 1:3 bis  $3\frac{1}{2}$ . Die Markzellen sind polyedrisch; die inneren dünn-, die äusseren derbwandig und mit Tüpfeln versehen. Auf den Markdurchmesser kommen 10—12, oder auch nur 8—10 Elemente, die durchschnittlich  $\frac{1}{12}$ — $\frac{1}{14}$  Mill. messen. Die Rinden- zellen haben rundliche Gestalt und  $\frac{1}{12}$ — $\frac{1}{14}$  Mill. oder noch etwas mehr im Durchm. Die Bildung des Bastes ist in den Strängen des Normalkreises, der gewöhnlich gegen 12 Bündel führt, mässig, in den Rindenbündeln sehr gering, während die Bildung des Xylems in ihnen eine sehr kräftige ist (vergl. Taf. XLII, Fig. 4, welche zwei in ihren Xylemtheilen zusammenhängende Bündel darstellt).

Ganz anders verhalten sich die kurzen Sprosse (Taf. XLI, Fig. 4). Das Mark hat stets nur wenige Zellen im Durchmesser, von 5 oder 6 herab bis auf 1. Ein vor mir liegender Querschnitt führt als Mark nur eine Zelle, welche  $\frac{1}{10}$  Mill. misst; ein anderer hat 3 Zellen, welche insgesamt  $\frac{1}{10}$  Mill.; ein dritter ebenfalls drei, die  $\frac{1}{18}$  Mill. messen. Auf einem vierten Querschnitt sind 5 Zellen vorhanden, deren mittlere  $\frac{1}{18}$  und  $\frac{1}{12}$  Mill. im Durchm. haben. — Das Verhältniss der Grösse des Markes zu der der Rinde ist demnach ein sehr verschiedenes; es kann 1:17 betragen, aber auch 1:40, 1:60 und noch mehr. Die kleinen Zellen des Markes sind von polyedrischer Gestalt, und haben etwas derbe Wände. Die Elemente der Rinde sind dünnwandiger und ungleich grösser; sie haben durchschnittlich  $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{8}$  Mill. im Durchm. — Der Holzkörper besteht aus 5, 6 oder auch nur aus 3 oder 4 kleinen Strängen. Diese führen im ersten Jahre zwar kräftigen Weichbast, aber kein Libriform, und nur wenige Bastzellen mit unverdickten Wänden. Wird an der Spitze eines solchen Sprosses im zweiten Jahre ein neuer gebildet, so verdicken die im Vorjahre angelegten Bastzellen wenigstens theilweise ihre Wände, und es wird Libriform erzeugt, welches aber kleinzelliger ist, als das der langen Sprosse. Während im Triebe des ersten Jahres die Bündel fast stets völlig isolirt liegen, treten im zweiten Jahre in der Cambialzone der Markstrahlen die ersten Cambiumwände auf, welche bald einen geschlossenen Ring herstellen. — In einem noch weiter

nach unten gelegenen Spross ist reichlich Libriform erzeugt; die Bastzellen haben sämmtlich ihre Wände verdickt. Machte im ersten Jahre der Weichbast den überwiegenden Theil des Gefässbündels aus, so tritt er, wenn auch stärker geworden, im späteren Alter doch an Mächtigkeit hinter den Holztheil zurück. Die Wände der Markzellen sind beträchtlich stärker geworden, als sie im Triebe des ersten Jahres waren. — Die Rindenbündel der kurzen Sprosse (Taf. XLII, Fig. 7) zeigen keine Unterschiede von den der langen. Ihr Weichbasttheil ist vorwiegend entwickelt, besonders in späteren Altersstadien; der Xylemtheil besteht aus einer meist beträchtlichen Anzahl von Spiralzellen, während der echte Bast gar nicht oder nur äusserst schwach entwickelt ist.

Vergleicht man einen kurzen Spross letzter Ordnung mit einem wohlentwickelten langen, so ist der Unterschied ein höchst auffallender. Nimmt man aber einen älteren, im System tiefer stehenden, so wird die Differenz, besonders hinsichtlich der Holzbildung, schon geringer. Sie wird noch mehr abgeschwächt, oder verschwindet fast völlig, wenn man solche Formen der längeren Sprosse auswählt, welche schwächer und kürzer geblieben sind, und deren Mark eine geringere Entwicklung erlangt hat. Diese Triebe bilden die Uebergangsglieder zwischen den langen und kurzen Sprossen; sie stellen in allen Stücken Mittelbildungen dar, und es ist, wenn man die sämmtlichen Sprosse eines entwickelten Systems auf dem Querschnitt untersucht, oft kaum möglich, eine Grenze zwischen den beiden beschriebenen Formen zu ziehen.

*Rh. mesembryanthoides* Haw.

Lange Sprosse. Das Mark verhält sich auf dem Stammdurchmesser zur Rinde, wie 1 : 2 oder wie 1 : 2½. Die Grösse der Markzellen ist nicht in allen Sprossen gleich, jedoch findet sich immer ein gleiches oder ähnliches Verhältniss zwischen der Grösse der Mark- und der der Rindenzellen. So haben in einem Falle die Markzellen eine durchschnittliche Grösse von  $\frac{1}{13}$  Mill. im Durchm., die Rindenzellen gegen  $\frac{1}{6}$  Mill.; in einem andern Falle beträgt der Durchmesser der Markzellen  $\frac{1}{6}$ , der der Rindenzellen  $\frac{1}{6}$  —  $\frac{1}{2}$  Mill. Die Holzbildung stimmt mit der der vorigen Art im Wesentlichen überein.

Interessant sind die Verhältnisse in den kurzen Gliedern. Entweder ist das Mark im Vergleich zu dem der kurzen Sprosse von *Rh. Saglionis* gross, im Verhältniss zur Rinde auf dem Stammdurchmesser wie 1 : 11 oder wie 1 : 12, oder es ist gar kein eigent-

liches Mark vorhanden. Die Bündel des Normalkreises sind sehr klein, haben im radialen Durchmesser manchmal nur etwa  $\frac{1}{4}$ , im tangentialen  $\frac{1}{2}$  Mill. und sind also nicht grösser als eine kleine Rindenzelle. Sind nun 5 oder 6 Stränge vorhanden, die näher beisammen und in kreisförmiger Anordnung liegen, so zeichnen sich auch die Markzellen durch grössere Kleinheit aus; sie haben dann nach an verschiedenen Sprossen angestellten Messungen  $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{6}$  oder auch bis  $\frac{1}{4}$  Mill. im Durchm., während die Rindenzellen  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  Mill. gross sind. — Sind aber weniger Bündel vorhanden, in manchen Fällen nur 3, und liegen diese ausserdem weit auseinander, so ist ein eigentliches Mark gar nicht zu sehen. Die innersten Zellen des Stammes sind dann gross, bis zu  $\frac{1}{2}$  Mill. und mehr, und gehen continuirlich über in die grösseren Rindenzellen, welche  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  Mill. messen, eine Grenze zwischen den Elementen des Markes und der Rinde ist nicht zu ziehen, um so weniger, da auch die Wanddicken überall gleich sind. Man hat dann eine grosszellige parenchymatische Masse vor sich, in welche 8—10 sehr kleine Stränge wie unregelmässig eingestreut erscheinen. — Die Gefässbündel bestehen zum grösseren Theile aus Weichbast; der aus Spiralgefässen bestehende Xylemtheil ist kleiner; der Bast, welcher unverdickt bleibt, so lange an der Spitze des Gliedes nicht ein Spross höherer Ordnung gebildet wird, enthält nur wenige Elemente.

Bei den kurzen Sprossen der beiden letztgenannten Arten haben wir also zweierlei Extreme. In einem Falle, bei *Rh. Saglionis*, kann das Mark bis zum völligen Verschwinden klein werden; im andern dagegen, bei *Rh. mesembryanthoides*, bei geringer Bündelzahl sich derart vergrössern, dass ein Unterschied zwischen Mark und Rinde nicht mehr zu erkennen ist, und das Ganze als einheitliche Masse erscheint. Der letztere Fall erinnert an die unter dem Einfluss der künstlichen Zuchtwahl erzeugten Gebilde der Kartoffel, Kohlrabi u. s. w., wo ebenfalls auf Kosten des Fibrovasalkörpers das parenchymatische Gewebe eine weit überwiegende Ausbildung erhält. Was hier unter dem Einfluss der künstlichen Zuchtwahl zum Nutzen des Menschen zu so hohem Grade gesteigert wurde, erreichte dort die natürliche Zuchtwahl zum Zweck der Arbeitstheilung, der Verrichtung bestimmter physiologischer Functionen.

### 3. Typus. Ohne dickwandige Parenchymzellen.

*Rh. salicornioides* Haw. Die bei den vorigen Arten an ver-



schiedenen Sprossen gefundenen Unterschiede finden sich hier, wenigstens theilweise, an den in differenter Weise ausgebildeten Theilen desselben Gliedes. — Im unteren Theile (Taf. XLI, Fig. 11), der stielartig verdünnt ist, verhält sich das Mark zur Rinde auf dem Stammdurchmesser, wie 1:12 oder 1:13. Das Mark hat etwa 6—7 Zellen auf dem Durchm., die  $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{3}$  Mill. messen, polyedrische oder rundliche Gestalt und schwach verdickte Wände haben. Die Rindenzellen sind ungleich grösser, im innern Theile radial gestreckt, bis  $\frac{1}{2}$  Mill. lang und  $\frac{1}{15}$  Mill. breit; im äussern Theile werden sie kleiner und erhalten mehr abgerundete und isodiametrische Form; alle sind mit dunklem Chlorophyll reichlich versehen. Der Holzkörper besteht aus einzelnen Strängen, meist 5 oder 6. In Sprossen letzter Ordnung ist es besonders der Basttheil, der mächtig entwickelt ist, und dem untern Theile seine hohe Festigkeit ertheilt. Später, wenn der Trieb an seiner Spitze Tochttersprosse gebildet hat, wird reichlich kleinzelliges Libriform erzeugt.

Verschieden hiervon sind die Verhältnisse im obern Theile des Gliedes (Taf. XLI, Fig. 10). Das Mark ist ebenso gross, oder um ein geringes grösser, als im untern Theile; die Rinde dagegen ungleich bedeutender entwickelt. Das Verhältniss des Markes zur Rinde beträgt auf dem Stammdurchmesser 1:20 bis 1:21. Form und Grösse der Rindenzellen sind ähnlich, wie im untern Theile. — Im Bau der Bündel ist der wichtigste Unterschied der, dass im obern Theile der letztangelegten Sprosse des Systems der Basttheil bedeutend kleiner ist, und keine verdickten Wände führt, während der Weichbasttheil kräftige Entwicklung erlangt. — Später, wenn an der Spitze des Triebes Tochttersprosse gebildet werden, erhalten auch die Zellen des Bastes normale Wandverdickung, und im Xylem wird, wie im untern Theile, reichlich Libriform gebildet.

Aehnlichen Verhältnissen, die aber noch schärfer ausgesprochen sind, begegnen wir bei einer Form, die in Kew-Garden ebenfalls unter der Bezeichnung *Rh. salicornioides* existirt, wahrscheinlich aber eine eigene Art vorstellt. Die Sprosse haben dieselbe Form, welche die der *Rh. salicornioides* Haw. besitzen, nur sind sie beträchtlich kleiner. Im letztangelegten Spross sind die Bastbündel im unteren verdünnten Theile zu einem continuirlichen, 2—4 Zelllagen mächtigen Ringe verschmolzen, der dem Stammtheil eine bedeutende Härte verleiht. Das Mark, welches aus derbwandigen,

im Durchm.  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{8}$  Mill. grossen, polyedrischen oder rundlichen Elementen besteht, verhält sich zur Rinde auf dem Stammdurchmesser, wie 1:2 $\frac{1}{2}$ , zum Holzkörper ebenfalls ungefähr wie 1:2 $\frac{1}{2}$ . Es hat auf dem Durchmesser 4—5 Zellen; ebenso die Rinde, deren Elemente aber grösser sind, und etwa  $\frac{1}{8}$  Mill. messen. — Im oberen Theil des Stammes sind die Markzellen etwas dünnwandiger,  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  Mill. gross, und in bedeutenderer Zahl vorhanden, etwa 6—7 auf dem Durchmesser. Die Rinde ist stark entwickelt; sie verhält sich zum Mark auf dem Stammdurchmesser, wie 9:1; ihre Zellen sind umfangreich, und messen etwa  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  Mill. In den Gefässbündeln ist der Weichbast am stärksten entwickelt; der Bast besteht aus wenigen, und noch unverdickten Elementen; das Xylem besteht aus einer kleinen Gruppe von Spiralgefässen. — Wie die Verhältnisse in älteren Stammstücken sich gestalten, habe ich aus Mangel an Material nicht untersuchen können.

Weniger scharf ausgesprochen sind die Unterschiede zwischen oberem und unterem Sprossstheil bei Rh. Lagenaria Vöcht. Im unteren verhält sich das Mark zur Rinde auf dem Stammdurchmesser, wie 1:12 $\frac{1}{2}$ , im oberen etwa wie 1:11; dem entsprechend sind auch die anatomischen Unterschiede nur gering. Das Mark hat unten etwa 6—7 Zellen auf dem Durchmesser, im oberen ebenso viel oder 1—2 mehr; die Einzelelemente messen etwa  $\frac{1}{16}$ — $\frac{1}{3}$  Mill. im Durchm. Die Rindenelemente sind bedeutend grösser, und haben etwa  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  Mill. Die Gefässbündel sind sehr kräftig entwickelt. Am stärksten ist der Weichbast ausgebildet, demnächst der Xylemtheil, am schwächsten der echte Bast, dessen Elemente kleinzelliger sind, als bei Rh. salicornioides. Im unteren Theile verdickt er seine Zellen früher, als im oberen. — Die Rindenbündel sind klein, gleichen aber hinsichtlich der Zusammensetzung den Strängen des Normalkreises, nur finde ich auf den mir vorliegenden Querschnitten keinen echten Bast.

Dem Vorstehenden sind noch einige Bemerkungen über den Weichbast und die dickwandigen Parenchymzellen nachzutragen.

Der Weichbast besteht aus zweierlei Elementen, zartwandigen Cambiformzellen und den Protophloemzellen Russow's. Die ersteren bleiben grösser und gehen wahrscheinlich aus ungetheilten Cambiumzellen hervor, während die letzteren erst einer weiteren Theilung derselben ihren Ursprung verdanken. Die Protophloemzellen haben stärker verdickte Wände, als die Cambiformzellen; die Wand-

verdickung ist in den Ecken am stärksten, sodass das Lumen einen rundlichen Umriss erhält; oft ist sie auch gänzlich unregelmässig, sodass ein Theil der Zellwände stärker verdickt ist, als der andere. Auf dem Längsschnitt sind sie lang und mit geraden oder schwach geneigten Querwänden versehen. Bei weiterer Entwicklung der Gefässbündel verdicken auch die Cambiformzellen, im äussern Theile beginnend, ihre Wände, und es bietet dann der Weichbast, bei den meisten Arten erst im späteren Alter, ein höchst auffallendes Bild dar. Das Ganze mit Ausnahme des innersten Theiles, der an das Cambium grenzt, lässt oft kaum den Umriss einer Zelle erkennen; alles erscheint verzerrt und verschoben. Es gleicht dann einer compacten Zellstoffmasse, die von sehr kleinen Canälen durchzogen ist. Sicher ist die unregelmässige Wandverdickung nicht allein die Ursache dieser Erscheinung, sondern es ist dabei bestimmt auch der Druck in Betracht zu ziehen, welchen der wachsende Xylemtheil auf den Weichbast ausübt. Ich schliesse dies daraus, dass die auf den echten Bast folgenden Rindenzellen oft noch nicht die geringste Formveränderung erkennen lassen, wenn der Xylemtheil des Bündels schon einen bedeutenden Umfang gewonnen hat; dass ferner die Weichbastzellen in der Jugend die regelmässigste Anordnung zeigen, und am verzerrtesten dann erscheinen, wenn in Folge der Vergrösserung der Gefässbündel die inneren Rindenzellen eine tangential plattgestreckte Gestalt angenommen haben.

Die dickwandigen Parenchymzellen, welche bei verschiedenen Arten der Gattung *Rhipsalis* auftreten, besitzen je nach den Arten eine verschiedene Grösse. Sie sind am kleinsten bei *Rh. crispata* und *Rh. rhombea*, am grössten bei *Rh. carnosa*, *Rh. paradoxa* u. s. w. Auf dem Querschnitt zeigt die Wand einen schön geschichteten Bau. Die Schichten sind dicht gelagert, und es lassen sich bei grösseren Zellen 6—8 und mehr dunkle und ebenso viel helle Streifen erkennen; in ganz grossen 10 Schichten jeder Art und selbst noch mehr. In vielen Fällen sind sämtliche Schichten gleich stark, in andern haben die mittleren, und mehr nach innen liegenden eine grössere Stärke, als die äusseren. — An den Stellen, wo je zwei Zellen an einander stossen, sind die Wände reich mit Tüpfeln versehen; nach den Intercellularräumen hin sind sie tüpfellos. Die mit Tüpfeln besetzten Stellen bilden daher, von der Fläche gesehen, Felder von meist regelmässiger runder oder ovaler Gestalt. Die Tüpfel können schon in den

äussersten Schichten der Wand ihren Anfang nehmen, oder erst in den mehr nach innen gelegenen beginnen. Nach innen sich verzweigende Tüpfel habe ich nicht beobachtet; dagegen kommen Vereinigungen zweier geneigt gegen einander verlaufender Kanäle sehr häufig vor. — Mit Chlorzinkjod behandelt, färben sich die dickwandigen Parenchymzellen lebhaft gelb. Bei Maceration mit Schwefelsäure werden die inneren Schichten der Wand gelöst, während die äusserste als dünnes Häutchen zurückbleibt.

Werfen wir einen Rückblick auf die sämtlichen histologischen Thatsachen, so ergibt sich, dass auch im inneren Bau fast jede Art ihre Eigenthümlichkeiten, ihren specifischen Charakter hat, und dass äusserlich nahe stehende Formen auch hierin ihre Verwandtschaft offenbaren. — Die Form und Grösse der Parenchymzellen, die Zusammensetzung der Gefässbündel, die Grösse und Häufigkeit der Chlorophyllkörner — Alles zeigt bei den verschiedenen Arten Unterschiede, die, wenn auch oft nur unbedeutend, und innerhalb gewisser Grenzen schwankend, doch im Ganzen eine ziemliche Constanz zeigen, und den Arten auch im innern Bau ihren bestimmten, typischen Ausdruck verleihen. — Für die Gattung *Lepismium* ist, abgesehen von dem früher erwähnten gleichförmigen Bau des Hautgewebes, die Gleichartigkeit der Grösse und Form der Parenchymzellen der Rinde, der reiche Gehalt derselben an dunklem, grobkörnigem Chlorophyll und das Fehlen der dickwandigen Parenchymzellen charakteristisch. — Die letzteren treten nur innerhalb der Gattung *Rhipsalis* auf, hier aber nur in einer gewissen Verbreitung. Innerhalb der Gruppe der *Alatae* finden sie sich in Mark und Rinde; bei den Formen der *Angulosae* nur in der Rinde, und bei der Uebergangsbildung *Rh. micrantha* und den beiden Arten des ersten Typus der *Teretes* wieder in Mark und Rinde. *Rh. conferta* bildet durch seinen spärlichen Gehalt an dickwandigen Parenchymzellen ein Mittelglied zu den Arten der *Teretes*, bei welchen sie nicht vorkommen.

Von besonderer Bedeutung ist die Grösse des Markes und ihr Verhältniss zur Ausdehnung der Rinde. Zunächst beobachten wir die Thatsache, dass überall da, wo sämtliche Sprosse gleich gebaut sind, das Mark eine nur geringe, oder doch mässige Ausbildung, die Rinde dagegen eine sehr kräftige Entwicklung erfährt. Dem entsprechend ist dann auch die Zahl der um das Mark gruppirten Gefässbündel eine relativ geringe. — So haben Pfeiffera

*cereiformis*, *Rhipsalis paradoxa*, *Rh. pentaptera*, *Rh. Cassytha*, *Rh. conferta* und *Lepismium sarmentaceum* ein sehr kleines Mark; die übrigen *Lepismium*-Arten, *Rhipsalis micrantha*, *Rh. floccosa* und *Rh. funalis* ein zwar etwas grösseres, das aber immer noch wenig entwickelt ist im Vergleich zur Rinde.

Erzeugt aber der Stamm zweierlei Sprosse, längere und kürzere, so erfährt auch das Mark in den verschiedenen Sprossformen eine differente Ausbildung. In den langen Gliedern ist es umfangreich, die Zahl der Gefässstränge eine bedeutendere; in den kurzen Trieben hat das Mark manchmal eine bis zum Verschwinden kleine Grösse und die darum gelegenen, in geringerer Zahl vorhandenen Bündel bilden eine kleine centrale Gruppe. Umgekehrt erreicht bei diesen Sprossen die Rinde eine ausserordentliche Entwicklung; ihr Durchmesser kann sich zu dem des Markes wie 60 und mehr : 1 verhalten, während in den langen Gliedern das Verhältniss 3 : 1 oder gar 1 : 1 beträgt. Beispiele liefern die früher genannten Arten *Rhipsalis pendula*, *Rh. Saglionis*, *Rh. mesembryanthoides* und, jedoch in viel geringerem Grade, die Arten der Gruppe der *Alatae*.

In den Sprossen der Arten mit gleichförmig gebauten Gliedern ist die Ausbildung und elementare Zusammensetzung der Gefässstränge eine gleichartige. — Anders ist es bei den Species mit biformen Sprossen in der Gruppe der *Teretes*.

Nicht nur die Zahl der Fibrovasalstränge ist in den differenten Gliedern eine verschiedene, auch ihre Ausbildung zeigt erhebliche Abweichungen. In den langen Sprossen sind die Gefässbündel grösser; es wird früh und regelmässig *Libriform* erzeugt; das Bastbündel ist gross und seine Elemente verdicken schon früh ihre Wände; der Weichbast dagegen tritt hier an Stärke zurück. — Ganz verschieden hiervon verhalten sich die Bündel der kurzen Sprosse. In einem letztgebildeten fertigen Triebe ist der Xylemtheil nur klein und besteht aus Spiral- und Ringgefässen; *Libriform* ist gar nicht, oder nur sehr spärlich vorhanden; von Bastzellen findet sich nur eine geringe Zahl mit meist noch unverdickten Wänden; der Weichbast aber erreicht hier eine ausserordentliche Entwicklung. Erst später, wenn an der Spitze neue Sprosse gebildet werden, erscheint kleinzelliges *Libriform* und verdicken die Bastzellen ihre Wände.

Die letztgenannten Unterschiede finden sich bei den verschiedenen Sprossformen der *Alatae* nicht. Die Differenz beruht

hier nur in der Grösse des Markes und der Zahl der um dasselbe geordneten Gefässbündel, nicht in der Ausbildung der letzteren. Auch die breiten flügelartigen Glieder bedürfen, schon um sich selbst zu tragen, einer grossen Festigkeit, welche durch eine kräftige Bildung von Libriform und Bast verliehen wird.

Die Bedeutung der verschieden gebauten Sprosse in physiologischer Beziehung lässt sich aus dem Vorstehenden mit einiger Sicherheit erschliessen. Offenbar stellen die langen schmalkantigen Glieder der Alatae das stammartige Gerüst dar, an welchem die kürzeren breitflügligen befestigt sind, welche der Insolation eine grössere Fläche darbieten, und dadurch mehr geeignet sind, die physiologischen Functionen der Blätter zu vollziehen. Aehnlich ist es bei den Arten der Teretes mit biformen Sprossen. Hier bilden die langen, mit zahlreichen Gefässbündeln und kräftiger Holzbildung versehenen Glieder die Stämme, aus denen die kurzen, mit der ausserordentlichen Rindenentwicklung begabten hervorsprossen, um vermittelt dieser die verloren gegangenen Blätter zu ersetzen. — Ist aber nur eine Sprossform vorhanden, so findet keine Arbeitstheilung in die verschiedenen Functionen statt, die eine Form hat dann sämmtliche zu leisten. Daher haben diese Glieder ein kleines Mark, aber meist kräftig gebautes Holz, und eine mächtig entwickelte Rinde. — Ausnahmen hiervon bilden nur *Rh. salicornioides* und Verwandte; doch erscheint es mir sehr zweifelhaft, ob die an den Sprossen dieser Pflanzen auftretenden Verschiedenheiten in der Ausbildung zum Zwecke der Arbeitstheilung in verschiedene physiologische Functionen hergestellt wurden.

Am Schluss dieses Abschnittes soll es versucht werden, eine möglichst natürliche Anordnung der Genera und Arten der Rhipsalideae zu geben. Fasst man die sämmtlichen Erscheinungen in's Auge, welche im Vorstehenden angeführt wurden, so zeigt sich, dass, abgesehen von der Blüthe und der äusseren Form des Stammes, das Wachsthum der Stammspitze, ob begrenzt oder unbegrenzt, und vor allem der Bau der Epidermis von hoher systematischer Bedeutung sind. Die letztere zumal ist durch den Parallelismus, den sie mit der äusseren Gestalt innehält, und durch ihre Uebergangsbildungen von besonderem Interesse. Von geringerem vergleichenden Werthe erweisen sich, wenn auch bei den meisten Arten von typischer Form, die Structur des Grundgewebes und

des Fibrovasalsystems. Zumal im letzteren ist es wesentlich die physiologische Function, von welcher die Zusammensetzung und Stärke der Stränge abhängt, und die, nicht nur bei nahe verwandten, sondern auch bei weiter von einander entfernt stehenden Arten sich wiederholend, auch hier gleiche oder ähnliche Bildungen erzeugt.

Noch manche andere Erscheinungen liessen sich anführen, welche bei verschiedenen Arten einen typischen Ausdruck zeigen. Besonders die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte bietet hierzu reichlichen Stoff. So zeigen die Form des Vegetationspunktes, die Gestalt der jungen, eben angelegten Gefässbündel, die Formänderung, welche das Grundgewebe während der Entwicklung mancher Stämme durchläuft, bei vielen Arten erhebliche Abweichungen. Doch ist die Darstellung dieser Dinge ohne grosse Weitläufigkeiten und zahlreiche Abbildungen nicht möglich, und wurde deshalb hier unterlassen. Auch haben solche Unterschiede für die vergleichende Systematik bloss geringen oder keinen Werth; sie zeigen nur, wie ausserordentlich weit sich die Verschiedenheiten sonst nahe verwandter Arten erstrecken können, und wie bei der Veränderung der Form gleich das ganze innere Wesen der Pflanze ergriffen wird.

Auf Grund der vorhin genannten wichtigsten Merkmale sollen nun zunächst die Genera und dann die Typen innerhalb derselben charakterisirt werden.

**Pfeiffera** S. Perigon trichterförmig; über dem Fruchtknoten schwach verlängert. Stamm der äusseren Form, wie dem innern Bau nach *Cereus*-artig, (Wachsthum potentiell unbegrenzt), mit stachelartigen Borsten auf den Areolen. Epidermis mit, wie bei den meisten Cacteen, vielfach wellig gebogenen Seitenwänden. Spaltöffnungen horizontal.

**Lepismium** Pfr. Perigon trichterförmig, über dem Fruchtknoten wenig verlängert. Habitus theils *Cereus*- theils mehr *Rhipsalis*-artig. Wachsthum des Stammes potentiell unbegrenzt. Epidermiszellen meist der Axe des Stammes parallel verlängert. Spaltöffnungen longitudinal.

**Rhipsalis** Gärtn. Perigon radförmig, ohne Verlängerung über dem Fruchtknoten. Wachsthum der Sprosse begrenzt. Sprosssystem reich verzweigt. Epidermis durch zahlreiche nachträgliche Theilungen in ein meist kleinzelliges Gewebe zerfallend. Spaltöffnungen horizontal gestellt.

**Pfeiffera S.**

Die Gattung enthält nur eine Art, *P. cereiformis* S., die durch die generischen Merkmale genügend charakterisirt ist.

**Lepismium Pfr.**

- I. Typus. Stamm mehr *Cereus*-artig, stumpfkantig, mit zahlreichen Borsten besetzt. Im Innern des Stammes nahe der Peripherie ein Kreis von Baststrängen.

Hierher *L. sarmentaceum* Vöcht.

- II. Typus. Stamm *Rhipsalis*-ähnlich, mit 2—5 scharfen Kanten versehen. Borstenbildung mehr oder weniger schwach.

Hierher die Arten: *L. commune* Pfr., *L. Myosurus* Pfr.  $\beta$  *Knightii* S.,  $\gamma$  *laevigatum* S., *L. radicans* Vöcht.

**Rhipsalis Gärtn.**

- I. Gruppe. *Alatae*. Mit zweierlei Sprossformen, deren eine länger, häufig mehrkantig, mit meist schmalen Flügeln versehen ist, und an diesen kürzere, aber breit blattartig geflügelte. Epidermis meist eben, gewöhnlich ohne reihenförmige Anordnung der Mutterzellen. Spaltöffnungen an der Oberfläche. In Rinde und Mark dickwandige Parenchymzellen.

Die Verschiedenartigkeit der Sprossbildung ist in geringerem Grade ausgesprochen bei den stärkeren Formen *Rh. carnosa* Vöcht., *Rh. pachyptera* Pfr., *Rh. Swartziana* Pfr., zu denen sich, wie ich vermuthe, noch *Rh. platycarpa* Pfr. gesellt; in höherem Grade dagegen bei den vielverzweigten Arten *Rh. crispata* Pfr., *Rh. rhombea* Pfr. und der Beschreibung nach bei *Rh. ramulosa* Pfr.

- II. Gruppe. *Angulosae*. Mit nur einer Sprossform. Blattstellung mit alternirender  $\frac{1}{2}$  beginnend und dann fortschreitend zu  $\frac{2}{3}$ ,  $\frac{3}{4}$  bis zur völlig unregelmässigen. Stamm fleischig, Kanten stumpf, mehr oder weniger vorspringend. Epidermis der typischen Arten eben, ohne reihenförmige Anordnung der Mutterzellen. Spaltöffnungen mit Vorhöfen. In der Rinde dickwandige Parenchymzellen.

Hierher die Arten *Rh. paradoxa* S. mit ungleich langen und *Rh. pentaptera* Pfr. mit ziemlich gleichlangen Sprossen.

*Rh. trigona* Pfr. bildet wahrscheinlich eine Uebergangsform zur I. Gruppe.



*Rh. micrantha* DC. stellt in der äusseren Form, wie im Bau der Epidermis ein Mittelglied zur folgenden Gruppe dar. Die Epidermismutterzellen haben reihenförmige Anordnung und bilden längsverlaufende Höhenzüge und Vertiefungen. Spaltöffnungen mit wenig ausgebildeten Vorhöfen.

III. Gruppe. *Teretes*. Mit ein- oder zweierlei Sprossformen, welche meist stielrund sind. Epidermismutterzellen meist longitudinal verlaufende Höhenzüge und Thäler bildend. Spaltöffnungen mit oder ohne Vorhöfe.

1. Typus. Mit gleichgebauten Gliedern.

1. Untergruppe. Spaltöffnungen mit Vorhöfen; dickwandige Parenchymzellen in Mark und Rinde.

Hierher die Arten *Rh. floccosa* S., *Rh. funalis* S. und wahrscheinlich auch *Rh. fasciculata* Haw. — Die erstere hat ungleich lange, die zweite ziemlich gleich-lange büschelartig gestellte Sprosse.

2. Untergruppe. Spaltöffnungen ohne Vorhöfe; dickwandige Parenchymzellen gar nicht, oder nur sehr spärlich vorhanden.

Hierher zählen die Arten: *Rh. conferta* S. und *Rh. Cassytha* Gärtn. *Rh. pendula* Vöcht. gehört nach allen Merkmalen ebenfalls in diese Gruppe, nur hat sie zweierlei verschiedene Sprosse, und bildet deshalb ein Uebergangsglied zum folgenden Typus.

2. Typus. Sprosse verschieden gebaut. Es finden sich lange mit complicirter Blattstellung und kräftiger Holzbildung, und an ihnen kurze mit einfacherer Blattstellung, schwächer ausgebildetem Holzkörper, aber mächtig entwickelter Rinde. Epidermismutterzellen an den langen Gliedern in Reihen, an den kurzen unregelmässig geordnet. Stomata an der Oberfläche. Ohne dickwandige Zellen im Parenchym der Rinde und des Markes.

Hierher zwei Arten: *Rh. Saglionis* Lem., bei der die Blüthen an der Spitze der kurzen Zweige gebildet werden. Die letzteren stehen meist in Büscheln an den Enden der langen Glieder. Epidermis eben.

Bei *Rh. mesembryanthoides* Haw. werden aus den Achseln sämtlicher Blätter der langen Glieder kurze

Sprosse gebildet. An diesen sind die Blüthen ebenfalls seitenständig. Epidermis wellig erhaben und vertieft mit einzelnen kegelartigen Vorsprüngen.

3. Typus. Sprosse gleichartig ausgebildet. Unterer Theil dünn, stielartig; oberer dick und fleischig. Epidermis an den langen Gliedern in Reihen, an den kurzen unregelmässig angeordnet. Stomata an der Oberfläche. Ohne dickwandige Parenchymzellen.

Die differente Ausbildung der verschiedenen Sprosspartieen ist am wenigsten ausgesprochen bei *Rh. Lagenaria* Vöcht., bedeutend schärfer bei *Rh. salicornioides* Haw. Beide haben ebene Epidermis.

Eine kleine Form, welche in Kew-Garden ebenfalls unter der Bezeichnung *Rh. salicornioides* existirt, hat wellig gebogene Epidermis. Ich glaube, dass diese Pflanze eine eigene Art repräsentirt, jedoch genügt meine gegenwärtige Kenntniss derselben nicht, um sie als solche zu beschreiben.

Dem Gange der heutigen vergleichenden Wissenschaft entsprechend, mag es nun versucht werden, die Arten der Rhipsalideen auf Grund ihrer im Vorstehenden erörterten Organisationsverhältnisse dem Grade der Verwandtschaft nach in der Weise zusammenzustellen, wie man sie sich angeordnet zu denken hätte, wenn sie nach der jetzt fast allgemein als richtig angenommenen Descendenztheorie aus einander hervorgegangen wären.

Zu einer Auffassung in diesem Sinne drängen allerdings die wichtigsten morphologischen Gründe. Die Verwandtschaft der Formen, die in vielen Fällen zu beobachtenden schrittweisen Uebergänge, die Einheitlichkeit in der Entwicklung sind erhebliche Stützen für die Hypothese der allmäligen Entwicklung der Arten.

Auf der andern Seite ist die physiologische Grundlage der Theorie nichts weniger als genügend festgestellt. Ob die durch Beobachtung der Culturproducte gewonnenen Erfahrungen ohne Weiteres auch auf sämtliche in der Natur vorkommende Arten auszudehnen sind, ist keineswegs erwiesen. Allerdings spricht die Analogie sehr für diese Ausdehnung; auch gewährt die Erkenntniss eines wahrscheinlich stattgehabten Vorganges schon eine hohe Befriedigung. Daher hat denn auch die Aufstellung der natürlichen Stammbäume volle Berechtigung, nur muss man sich dabei des

mangelhaften Fundamentes der Theorie in causaler Beziehung stets bewusst sein, und daher bei ihrer Construction mit grosser Vorsicht verfahren. Nichts scheint mir dem Geiste einer kritischen Naturforschung mehr zuwiderzulaufen, als das willkürliche Aufstellen hypothetischer Formgruppen in den Fällen, wo uns zwischen vorhandenen, von einander weiter entfernt stehenden Gliedern die vermittelnden Bildungen fehlen.

An einer derartigen Klippe zu scheitern, läuft man bei der Untersuchung engerer Artgruppen weniger Gefahr. So lässt sich für die hier besprochenen Rhipsalideen der Stammbaum ohne wesentliche Lücken construiren, und dadurch, — wenn man die Richtigkeit der Descendenz-Theorie voraussetzt — mit ziemlicher Sicherheit auf den bei der Entwicklung der Gruppe wahrscheinlich stattgehabten Vorgang schliessen.

Die erste Frage, welche hier nun zu erörtern ist, geht dahin: hat die Gruppe der Rhipsalideae einen einheitlichen Ursprung, oder sind an ihrer Bildung einander fern stehende Typen derart betheiligt gewesen, dass sie, nach gleichen Richtungen variirend, schliesslich Formen erzeugten, welche ihrer heutigen Gestalt nach ähnliche, der Genesis nach aber differente Gebilde darstellen?

Bei der Beantwortung dieser Frage kann man die Gattungen Pfeiffera und Lepismium bei Seite lassen; ihre unzweifelhafte Verwandtschaft mit den Cereastreen lässt die Annahme eines differenten Ursprungs nicht zu. Es bliebe also nur das artenreichere Genus Rhipsalis übrig, welches hinsichtlich des angeregten Punktes genauer zu untersuchen wäre. Allein auch hier lassen die zwischen den am distinctesten ausgebildeten Formen vorhandenen Mittelbildungen die Annahme einer verschiedenartigen Entstehung als höchst unwahrscheinlich erscheinen. Den einzigen Fall, in welchem eine typisch gebaute Gruppe eine isolirte Stellung einnimmt, bildet, wie schon früher erörtert, *Rh. salicornioides* und ihre Verwandten, welche sich durch die eigenthümlichen flaschenförmigen Sprosse auszeichnen. Man hat in diesen Formen eine Annäherung der Rhipsalideen zu den Opuntieen sehen wollen, allein ich finde hierzu thatsächlich keinen genügenden Grund. Sowohl die äussere Form, wie der innere Bau des Stammes, die Abwesenheit der Stacheln, vor Allem aber das Fehlen aller Uebergangsbildungen scheinen mir gegen die Richtigkeit jener Vermuthung zu sprechen. — Auf der andern Seite ist zu bedenken, dass auch nach den übrigen Rhipsalis-Formen hin Mittelbildungen nicht vorhanden sind. Viel-

leicht geben die schon erwähnten, eigenthümlich geformten Glieder, welche hin und wieder auftreten, nach längerer Beobachtung einen Fingerzeig über den Ursprung dieses Typus; möglich auch, dass noch unbekannte Arten den richtigen Weg andeuten. — So lange aber nicht bestimmte Beobachtungen vorliegen, ziehe ich es vor, keinerlei Muthmassungen über die Entstehung dieser Formen anzustellen. Thatsache ist, dass sie im Bau der Blüthe, des Stammes, der Structur der Epidermis zum Genus *Rhipsalis* gehören, und ich habe sie desshalb als eigenen Typus der *Teretes* hingestellt, das Weitere einer fortgesetzten Beobachtung überlassend.

Sehen wir von diesem einen zweifelhaften Falle ab, so zeigt sich, dass alle übrigen Gruppen und Typen der Gattung *Rhipsalis* durch die unverkennbarsten Mittelbildungen mit einander verbunden sind. Die *Alatae* schliessen sich durch ihre grösseren Formen an *Rh. trigona* und *Rh. paradoxa* unter den *Angulosae*; die letzteren gehen durch *Rh. micrantha* unvermerkt in die *Teretes* über, und innerhalb der letzteren sind die beiden ersten Typen in unzweideutiger Weise durch *Rh. pendula* verbunden. Schon die alleinige Erwägung dieser Thatsache führt zu der Anschauung, die Gruppe der *Angulosae* als den Grundstock zu betrachten, aus welchem die *Alatae* und *Teretes* durch Transmutation nach zwei verschiedenen Richtungen entstanden sind.

Allein dem steht scheinbar ein Umstand im Wege: das ist die grosse Aehnlichkeit der *Alatae* mit manchen *Phyllocactus*-Arten. Die meisten der letzteren haben breit geflügelte Sprosse von nur einerlei Form mit potentiell unbegrenztem Wachsthum; aber es giebt auch solche, welche zweierlei Glieder besitzen, längere und kürzere blattartige, die letzteren mit streng begrenztem Wachsthum. Mit diesen haben nun die geflügelten *Rhipsalis*-Formen habituell grosse Aehnlichkeit und man könnte die Frage aufwerfen, ob nicht die letzteren aus jenen hervorgegangen, die Urform der Gattung *Rhipsalis* also innerhalb der Gruppe der *Phyllocacteen* zu suchen wäre. — Dann wäre der Entwicklungsgang im Genus *Rhipsalis* ein anderer, als der früher angedeutete; dann stellten die *Alatae* die Primär-Formen dar, aus welchen zunächst die *Angulosae* und aus diesen endlich die *Teretes* hervorgegangen wären.

Gegen diese Anschauung ist aber einzuwenden, dass, wenn auch innerhalb der vegetativen Region manche Aehnlichkeit vorhanden ist, doch die Blüthen abweichende Verhältnisse darbieten.

Die Phyllocacteen haben eine lange Perigonröhre mit trichterförmiger Oeffnung der Blumenkrone. — Soweit ich nun die Blüthen dieser Pflanzen aus eigener Anschauung oder nach Beschreibungen kennen zu lernen Gelegenheit hatte, finden sich darunter keine Uebergänge zu dem der Gattung *Rhipsalis* eignen Blüthenbau. Die einzige Art, welche eine kürzere Perigonröhre hat, *Phyllocactus phyllanthoides* S., weicht in der sonstigen Structur der Blüthe, wie in den vegetativen Theilen so weit von den geflügelten *Rhipsalis*-Arten ab, dass sie als Uebergangsglied nicht zu betrachten sein kann. Ebenso wenig ist es mir möglich, in den *Epiphyllum*-Arten oder in *Disisocactus biformis* Lindl. eine Mittelform zu erkennen.

Somit kämen wir also zu unserer schon geäusserten Ansicht zurück, die Gattung *Rhipsalis* mit den *Cereastre*en in Zusammenhang zu bringen, und in der That scheint dies der einzig richtige Weg zu sein. Nicht nur die Uebergangsgattungen *Pfeiffera* und *Lepismium* führen zu dieser Annahme, auch die grosse habituelle Aehnlichkeit der *Angulosae* selbst, zumal der *Rh. paradoxa*, mit manchen *Cereus*-Arten gewähren ihr eine erhebliche Stütze. In diesem Falle hätten wir also die Urformen der *Rhipsalideae* in Pflanzen zu suchen, welche vielleicht der Gruppe der *Cerei divaricati* angehörten, und die durch allmäligen Verlust der langen Perigonröhre und Annahme einer radförmigen Blumenkrone im Verlaufe langer Zeit den typischen Blüthenbau von *Rhipsalis* herstellten. Die Stämme jener Formen hätten dann einst unbegrenztes Wachstum besessen, wie heute noch die meisten *Cerei*; ein Wachstum, das weiterhin in das potentiell unbegrenzte, und schliesslich in das eng begrenzte überging, welches den eigenthümlichen, pseudo-parasitischen echten *Rhipsalis*-Arten charakteristisch ist.<sup>1)</sup>

Der so gedachte Entwicklungsgang wird klar versinnlicht durch die Gattungen *Pfeiffera* und *Lepismium*. Ob diese aber thatsächlich Nachkommen jener ersten einst vorhandenen Uebergangsformen darstellen, oder ob die letzteren längst ausgestorben sind, und jene anderweitig entstandene, und nun in einem dem einstigen Bildungsgange der *Rhipsalis* ähnlichen Entwicklungsprocess begriffene Genera darstellen, bleibt dahin gestellt. Für

1) Der umgekehrte Entwicklungsgang, nach welchem die *Cereastre*en und mit ihnen wahrscheinlich alle Cacteen aus den *Rhipsalide*en hervorgegangen wären, braucht wohl nicht näher erörtert zu werden. Schon der Umstand, dass die letzteren Pseudo-Parasiten sind, sowie die gesammten Wachstumsverhältnisse derselben stellen die Annahme als unwahrscheinlich dar.

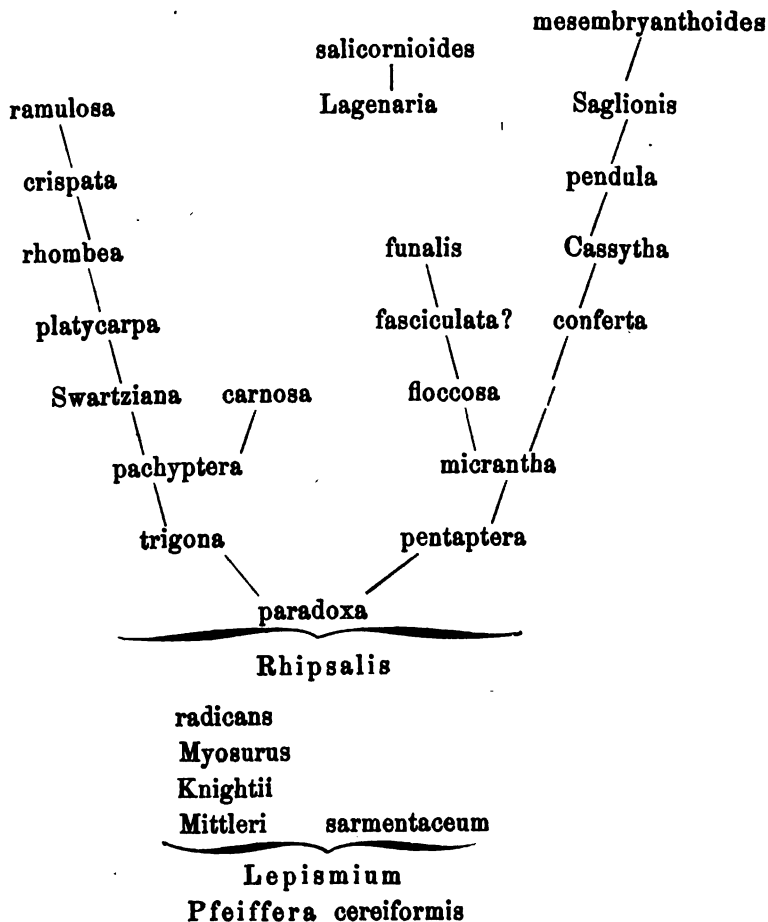
die Gattung Pfeiffera dürfte vielleicht die erstere, für *Lepismium* dagegen die letztere Annahme gelten. Jedenfalls ist soviel sicher, dass zwischen den bis jetzt bekannten *Lepismium*-Arten und den heutigen Formen der *Angulosae* ein directer Uebergang nicht vorhanden ist. — Wichtiger ist noch ein anderer Umstand. Im Jahre 1869 beobachtete ich an einem grossen Exemplar von *Rh. paradoxa* im Berliner botanischen Garten einen höchst eigenthümlichen, von den normalen völlig abweichenden Spross. Derselbe hatte vier gerade Zeilen, die ohne Unterbrechung fortliefen; die Areolen sassen auf kleinen polsterförmigen Erhabenheiten und hatten wohlausgebildete Stacheln. Das ganze Glied glich vollkommen einem *Cereus*-Spross, etwa dem von *C. speciosissimus*, und stellte höchst wahrscheinlich eine Rückschlagsbildung dar. Auf die weitere Entwicklung dieser Abnormität sehr gespannt, fand ich sie leider eines Tages verschwunden. Aehnliche Bildungen wurden nicht wieder beobachtet. — Dürfte man dem einmal beobachteten Falle Bedeutung beilegen, so wäre die Gattung *Rhipsalis* direct mit den *Cereastreen* zu verknüpfen, und ihre Urformen innerhalb der *Cerei divaricati* zu suchen.

Sind wir aber einmal zu der Ueberzeugung gelangt, — und ich glaube, sie folgt aus dem Angeführten mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit — dass die Gattung *Rhipsalis* in genetischer Beziehung mit den *Cereastreen* zusammenhängt, — wobei es nun dahin gestellt bleiben mag, ob der Uebergang zu diesen durch die Gattungen *Pfeiffera* und *Lepismium* hergestellt wird, oder in noch directerer Linie stattfindet — so ist der weitere Entwicklungsgang innerhalb der Gattung aus den früher gemachten Angaben unschwer herzuleiten.

Ein Blick auf die nachfolgende Tafel, bei deren Aufstellung nur auf die morphologische Verwandschaft, und nicht auf die Bedenken Rücksicht genommen wurde, welche sich an die etwa mögliche Stellung von *Lepismium* und *Pfeiffera* knüpfen, wird den Vorgang veranschaulichen.

Die Gattung *Pfeiffera*, welche heute die tiefste Stellung einnimmt, enthält nur eine einzige Art. Dann folgt *Lepismium* mit 5 Arten, welche in zwei Gruppen zerfallen, in die vier nahe verwandten, habituell mehr den *Rhipsalis* gleichenden, *L. Mittleri*, *Knightii*, *Myosurus* und *radicans*, und die eine mehr *Cereus*-artige, *L. sarmentaceum*. — Den Gipfelpunkt bildet die Gattung *Rhipsalis*. Unter den bis jetzt bekannten Arten ist *Rh. paradoxa* zweifellos

als tiefst stehende Bildung zu betrachten. Ob sie wirklich als Grundform für die übrigen Species anzusehen ist, oder nur einen veränderten Abkömmling derselben darstellt, lässt sich schwerlich sagen. Die grosse Variabilität ihrer Sprosse, welche bald schmale, breit flügelartig vorspringende, bald stumpfe, wenig entwickelte Kanten haben, sowie das oben beschriebene einmal beobachtete Cereus-artige Glied könnten der ersteren Annahme einige Wahrscheinlichkeit verleihen. Ebenso dürfte die grosse Verschiedenartigkeit in der Länge der sonst bis auf die eben erwähnten Unterschiede gleichartigen Sprosse — offenbar der nächste Schritt vom potentiell unbegrenzten zum begrenzten Wachstum — der Ansicht eine Stütze sein. — Wie dem aber auch sei, jedenfalls stellt *Rh. paradoxa* diejenige Form dar, von der ausgehend wir die Verwandtschaftsreihen am leichtesten construiren können.



Denken wir uns eine *Rh. paradoxa*, bei welcher die alternirende  $\frac{1}{2}$  Stellung in einfache  $\frac{1}{2}$  Stellung überging, bei welcher die Kanten, etwas schärfer, flügelartig ausgebildet, ununterbrochen verlaufen, so ist eine Form, wie sie der Beschreibung nach *Rh. trigona* darstellt, fertig. Stellen wir uns nun weiter vor, dass an dieser unter dem Einfluss der natürlichen Zuchtwahl<sup>1)</sup> zweierlei Sprosse gebildet wurden, die schon vorhandenen dreikantigen, und an diesen breitere, zweiflüglige, so ist die Grundlage für die *Alatae* gelegt. Die Veranschaulichung eines derartigen Vorganges bietet durchaus keine Schwierigkeiten dar. Denken wir uns an den aufrechten Gliedern horizontal oder geneigt abstehende gebildet, von denen ein Theil zwei Flügel der intensivsten Beleuchtung zu, den dritten davon abkehrt, so liegt nichts näher, als dass die dem Licht zugekehrten Flügel eine stärkere Ausbildung erhalten, als der dritte davon abgewandte. Stellen wir uns nun vor, dass dieser Vorgang in accumulirter Weise fortgesetzt werde; denken wir uns, dass die beiden dem Licht zugekehrten Flügel allmählig um  $180^\circ$  auseinanderrücken, während der dritte mit beiden nur je  $90^\circ$  bildet; — Fälle, die sich thatsächlich beobachten lassen, — dass der letztere, nachdem er immer nutzloser geworden, schliesslich auch der Anlage nach ausbleibt, so ist die Entstehung der *Alatae* aus der Gruppe der *Angulosae* klar ersichtlich. Der so gedachte Entwicklungsgang erhält um so mehr Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, dass fast sämmtliche lange Sprosse der *Alatae* dreikantig sind, und dass sich, wie eben erwähnt, unter den kurzen thatsächlich jene eigenthümlichen Mittelbildungen vorfinden. — Unter den heute bekannten Formen ist die Verschiedenartigkeit der Sprosse am weitesten ausgebildet bei den reichverzweigten, gracileren Arten *Rh. rhombea*, *Rh. crispata*, und der Beschreibung nach bei *Rh. ramulosa*, die desshalb den Höhenpunkt der Gruppe darstellen; sie erhält einen etwas geringeren Ausdruck bei den kräftigeren Arten, *Rh. pachyptera*, *Rh. carnosa*, *Rh. Swartziana*,

---

1) Ich sage hier wie auch an andern Orten einfach natürliche Zuchtwahl, ohne aber damit entscheiden zu wollen, dass dieselbe zur Erklärung der hier besprochenen Formänderungen genüge. Es ist möglich, ja wahrscheinlich, dass die natürliche Zuchtwahl bei der Hervorbringung der alaten Formen den wichtigsten Factor abgegeben hat. Ob dies aber auch bei der Erzeugung der stielrunden Formen der Fall gewesen, erscheint mir sehr zweifelhaft. — Im Ganzen erachte ich Nägeli's Gründe gegen die alleinige Wirkung der natürlichen Zuchtwahl bei der Entstehung der Arten für genügend, verspare mir jedoch ein näheres Eingehen auf diesen Gegenstand für einen andern Ort.



und, wie ich vermuthe, bei *Rh. platycarpa*. — Woher die mit den abweichend gelagerten Gefässbündeln versehene *Rh. carnosa* ihren Ursprung genommen, ob sie direct auf die *Angulosae* zurückzuführen ist, oder, was wahrscheinlicher, von *Rh. pachyptera* abstammt, lässt sich schwerlich sagen. In der Tafel ist das Letztere angenommen.

Somit wäre also der eine Ast des Stammbaums der Gattung *Rhipsalis* erledigt. Gehen wir nunmehr zum zweiten.

Denken wir uns die Kanten am Spross von *Rh. paradoxa* ununterbrochen verlaufend, die Glieder kleiner und von einer zwischen engeren Grenzen schwankenden Länge, so haben wir eine Pflanze, wie *Rh. pentaptera*, die eigentlich typische Form der *Angulosae*. — Werden an dieser die Kanten immer stumpfer, die Thäler zwischen ihnen immer mehr ausgefüllt, so erhalten wir *Rh. micrantha*; verschwinden die Kanten endlich völlig, so sind die echten *Teretes* hergestellt. Der Uebergang ist also ein ununterbrochener. — Die letztgenannten zerfallen nun, wie früher erwähnt, in zwei Untergruppen, die möglichen Falls beide auf *Rh. micrantha* zurückzuführen sind, wenn nicht die Arten, deren Spaltöffnungen tiefe Vorhöfe führen, auf anderem Wege aus *Rh. pentaptera* hervorgegangen sind. Es wäre auch möglich, dass die Arten, deren Stomata nicht mit Vorhöfen versehen sind, durch noch unbekannte oder ausgestorbene Formen mit *Rh. funalis* zusammenhängen. — In der Tafel sind beide Untergruppen aus *Rh. micrantha* hergeleitet, die weiter von einander entfernt stehenden Arten durch grössere Zwischenräume von einander getrennt.

Was nun die Entstehung der Arten mit ungleichförmigen Sprossen anlangt, so haben wir hier keinen ganz ununterbrochenen Uebergang, aus dem wir Schlüsse zu ziehen im Stande wären. Wahrscheinlich finden sich die vermittelnden Glieder unter den Formen, welche De Candolle als Varietäten von *Rh. Cassytha* aufzählt, und von denen vermuthlich einzelne ebenso gut, wie die von Salm als Varietät betrachtete *Rh. pendula* eigene Arten repräsentiren. Der der *Rh. Cassytha* verwandte Formenkreis ist äusserst vielgestaltig, und besteht wahrscheinlich aus noch viel mehr Gliedern, als De Candolle anführt. So ist die im Berliner botanischen Garten als *Rh. Cassytha* bezeichnete Pflanze ganz verschieden von der wahren Art. Ihre Sprosse haben eine höchst unregelmässige Länge und Stärke; sie stehen nicht fasciculirt, haben kein stumpfes Ende und vertrocknen leicht an den Spitzen.

Die Epidermis ist zwar gleich der von *Rh. Cassytha* gebaut, allein es fehlt das Collenchym. Vermuthlich stellt auch diese Pflanze eine eigene Art dar. — Aus solchen Formen mit unregelmässig langen Gliedern sind wahrscheinlich die mit regelmässig langen, stärkeren, und kürzeren schwächeren versehenen, wie *Rh. pendula*, hervorgegangen. Von dieser Form zu den mit langen und sehr kurzen fleischigen Sprossen ist es nur ein weiterer Schritt, und es lässt sich auf die gedachte Weise die Entstehung der *Articuliferae* aus Formen der *Teretes* mit gleichförmig gebauten Gliedern ganz wohl erklären. — Damit wäre auch die Möglichkeit einer Entstehung der *Teretes* aus der Gruppe der *Angulosae* dargethan.

Auf die angedeutete Weise lassen sich sämtliche Arten der Gattung *Rhipsalis*, mit Ausnahme von *Rh. salicornioides* und Verwandten, auf eine Grundform und, wenn man weiter rückwärts geht, auf die *Cereastreen* zurückführen. Ob nun ein dem geschilderten entsprechender Entwicklungsgang wirklich stattgefunden hat, bleibt vorläufig dahin gestellt. Thatsache ist, dass die grosse Vielgestaltigkeit, welche das Genus *Rhipsalis* bei aller Gleichförmigkeit der Blüthen in seinen vegetativen Theilen zeigt, in der angedeuteten Weise auf das Ungezwungenste erklärt wird. Von hoher Bedeutung wäre es gewesen, die geographische Verbreitung unserer Pflanzen mit ihrer morphologischen Verwandtschaft zu vergleichen. Manche der oben entwickelten Anschauungen wären wahrscheinlich dadurch bestätigt; andere vielleicht modificirt. Allein die Angaben in dieser Beziehung sind so dürftig und unvollkommen, dass von einem darauf bezüglichen Versuche Abstand genommen werden musste. Das im Vorstehenden Ausgeführte ist ausschliesslich auf die morphologischen Verhältnisse der besprochenen Pflanzen begründet.

Macht man aber die Annahme, dass die Descendenz-Theorie richtig ist, — und sämtliche der aufgeführten Erscheinungen sprechen für diese Annahme, — dass also die Formen der Rhipsalideen auf die angegebene oder doch dieser ähnliche Weise thatsächlich aus einander hervorgegangen sind, so ergeben sich aus den oben gewonnenen Reihen noch einige nicht uninteressante Resultate.

So erhellt zunächst die grosse Mannigfaltigkeit der Sprosse in der hinsichtlich der Zahl ihrer Arten doch nur kleinen Gruppe, wenn man bedenkt, dass, da die Blätter als physiologisch unwichtig in Wegfall kommen, die ganze Thätigkeit der formändernden Macht

der natürlichen Zuchtwahl allein auf den Stamm gerichtet war. Indem sie ihn den verschiedensten Lebensverhältnissen anpasste, erzeugte sie nach und nach die differenten Formen, welche die Gruppe darbietet.

Es ergibt sich weiter, dass hier, wie im Allgemeinen in der Natur, vom Einfachen zum Zusammengesetzteren fortgeschritten wird; dass, während bei den niedrigeren Formen ein und dasselbe Organ die verschiedensten Functionen vollzieht, bei den höheren Gebilden morphologisch gleichwerthige Glieder eine verschiedenartige Ausbildung zum Zweck der Arbeitstheilung in jene Functionen erfahren. — So stellt in der Gruppe der Angulosae, ferner bei den Arten der Teretes mit gleichförmig gebauten Gliedern die eine Sprossform Stamm und Blatt gleichzeitig dar; sie vollzieht beider Functionen. — Bei den Formen der Alatae und Articuliferae dagegen werden differente Sprossformen erzeugt, deren einen physiologisch die Stämme, die andern die Blätter bilden.<sup>1)</sup>

Wie früher gezeigt wurde, befolgt die Blattstellung in der Gattung Rhipsalis keine bei den einzelnen Formen bestimmte Regeln. Sie schwankt bei einzelnen Arten innerhalb gewisser Grenzen, bei anderen zeigt sie völlige Unregelmässigkeit. In gewissen Fällen lässt sich zeigen, dass sie von der natürlichen Zuchtwahl abhängig ist. So erzeugen die langen Sprosse der Alatae mit  $\frac{1}{3}$  Stellung der Blätter solche mit  $\frac{1}{2}$ ; die langen Glieder der Articuliferae (unter den Teretes) mit  $\frac{2}{3}$ ,  $\frac{3}{4}$  und noch complicirterer Stellung solche, bei denen, wie bei Rh. Saglionis und mesembryanthoides, die Blätter nach  $\frac{2}{3}$  oder nach alternirender  $\frac{1}{2}$  Stellung stehen. Ist der oben angedeutete Entwicklungsgang der Arten richtig, so sind die Sprosse mit einfacherer Stellung aus denen mit complicirterer allmählig unter dem Einflusse der Zuchtwahl gebildet worden. — Erwägt man diesen Umstand, gedenkt man der Uebergänge von den Sprossen mit  $\frac{1}{3}$  Stellung zu den mit  $\frac{1}{2}$ , so wird die Vermuthung nahe gelegt, dass auf ähnlichem Wege die sämmtlichen Anomalieen

---

1) Allerdings haben wir hier den paradoxen Fall, dass die Primärformen unserer Pflanzen den umgekehrten Weg einschlugen. Als Urformen der Cacteen sind — immer vorausgesetzt, dass die Descendenztheorie richtig ist — sicher Pflanzen anzunehmen, welche Blätter besaßen, die sie erst im Laufe der Zeit verloren, also vom morphologisch Zusammengesetzten zum Einfachen übergingen. — Erst in den später entstandenen Formgruppen, den Rhipsalideen, manchen Phyllocacteen und Opuntien, wurde durch Bildung eigenthümlicher, z. Th. blattartig gebauter, Sprosse ein Ersatz für die verloren gegangenen wirklichen Blätter hergestellt.

in der Blattstellung erzeugt wurden, welche im Genus vorkommen. Denn denken wir uns die einstigen Primärformen unserer Gruppe mit Blättern von regelmässiger Stellung versehen; stellen wir uns nun — unter Voraussetzung der Richtigkeit der früher entwickelten Hypothese — weiter vor, dass die Blätter allmähig mit dem Stamm verwachsen und ihm seine typische Form geben, so leuchtet ein, dass, wenn dieser Stamm unter Lebensverhältnisse kommt, welche seiner Form nicht entsprechen, sofort ein Conflict zwischen der vererbten Eigenthümlichkeit der Blattstellung und den von aussen wirkenden Einflüssen entstehen muss. Je nach der grösseren oder geringeren Zähigkeit, mit der der Organismus an seinen vererbten Eigenschaften festhält, wird nun in kürzerer oder längerer Zeit der Stamm eine den neuen Verhältnissen entsprechende Stellung der Blätter und die dieser angehörende Form angenommen haben. In der Uebergangsperiode aber wird die Stellung eine schwankende sein je nach der Stärke der in verschiedenen Richtungen wirkenden äussern und innern Kräfte; auch werden in der späteren Zeit noch zahlreiche Rückschläge auf die ursprüngliche Stellung stattfinden. — Diese Anschauung, welche in der Gruppe der *Alatae* versinnlicht wird, liesse sich vielleicht auf sämtliche Fälle von unregelmässiger Blattstellung bei den Rhipsalideen ausdehnen, welche alsdann zu betrachten wäre als der Ausdruck des Widerstandes, welchen die vererbten Eigenthümlichkeiten der Pflanze dem formändernden Einfluss der natürlichen Zuchtwahl entgegensetzen.

Auch die früher besprochenen Streifen verkümmelter Epidermis bei *Rh. micrantha* lassen sich unter Zuhülfenahme der Descendenztheorie erklären. Doch füge ich nachdrücklich hinzu, dass die zu gebende Erklärung nur ein Versuch sein soll, welcher fällt, sobald es gelungen ist, directere Ursachen jener pathologischen Erscheinung aufzufinden.

Meine Auffassung von den causalen Beziehungen derselben setzt gewisse Annahmen voraus, deren Richtigkeit, wenn auch wahrscheinlich, immerhin doch nicht erwiesen ist. Zunächst wird die oben aufgestellte Entwicklungsreihe wenigstens insoweit als richtig vorausgesetzt, als sie die Entstehung der rundgliedrigen aus den angulosen Formen betrifft, und *Rh. micrantha* entweder als heute noch vorhandenes Uebergangsglied zwischen den beiden Gruppen, oder doch als Nachkomme desselben zu betrachten ist, in welchem noch jetzt dieselben gestaltenden Kräfte thätig sind, welche die Arten mit runden Sprossen in's Leben gerufen haben.

— Sodann wird die Richtigkeit der Annahme postuliert, dass die Epidermis unserer Pflanze, wie nach früher mitgetheilten Versuchen wahrscheinlich gemacht wurde, zur Zeit der Entwicklung ein actives Wachsthum befolgt, das an Intensität dem der Rinde gleichkommt, wenn nicht übertrifft. — Endlich drittens wird gefordert, dass die durch eine lange Reihe von Generationen vererbten Theilungsmoden verschiedener Gewebe einem neu auftretenden formändernden Einfluss mit verschiedener Stärke widerstehen können; mit andern Worten, dass ein Gewebe im Stande sein kann, seinen ihm durch Vererbung überlieferten Charakter der Theilung länger festzuhalten, als ein anderes dies hinsichtlich des ihm überkommenen vermag.

Dies vorausgeschickt, lässt sich in folgender Art verfahren. Bei *Rhipsalis pentaptera* zeigen die jungen Epidermiszellen kurze Strecke unter dem Vegetationspunkte reihenförmige Anordnung, allein diese verschwindet während des nun erfolgenden raschen Wachsthums der Flügel. Bei *Rh. micrantha* dagegen, an deren Sprossen die Kantenbildung, wenn auch verschieden stark, doch stets erheblich geringer ist, als an den der vorigen Art, bleibt die Lagerung der jungen Epidermiszellen in Längsreihen erhalten. Den sehr differirenden Formen der Glieder entsprechend, kommen zwar noch manche Abweichungen von einer strengen Regelmässigkeit vor, allein im Ganzen ist die Längsreihung der Oberhaut-elemente, wie bei den Arten mit runden Sprossen.

Beim Wachsthum des Stammes kommen zwei verschiedene Factoren in Betracht: die Theilung der Zellen und die Ausbildung der angelegten Elemente. Beide Processe sind weder räumlich noch zeitlich auseinanderzuhalten; doch gehört die Theilung vorwiegend dem ersten, die Ausbildung der Zellen dem späteren Wachsthumstadium an. Es können auch beide Vorgänge gleichzeitig, aber in verschiedenen Richtungen stattfinden. So kann in horizontaler Richtung die Theilung längst erloschen sein, während sie in der verticalen noch lebhaft fort dauert.

Es ist nun klar, dass von der Zeit an, wo die unregelmässige Lagerung der Epidermiszellen am Vegetationspunkte unserer Pflanze eben in Reihenordnung übergegangen ist, ein bestimmtes Verhältniss bestehen muss zwischen dem Wachsthum der Epidermis und des Innengewebes. Auf eine bestimmte Zahl von Theilungen in dem letzteren, auf ein bestimmtes Maass der Vergrösserung seiner Elemente muss eine proportionale Summe von Theilungen,

eine proportionale Ausbildung der Zellen in der ersteren erfolgen. — Dass hierbei die Theilungsmoden in den beiden Gewebeformen, sowie die endliche Grösse ihrer Elemente ganz verschieden sein können, ist selbstverständlich; das Verhältniss des Wachstums der Gewebe bleibt dabei unverändert. — Fänden sich z. B. zwischen zwei beliebig gewählten Krümmungsradien eines noch jugendlichen Querschnittes  $m$  Zellen der äusseren Rindenlage und  $n$  Epidermiselemente, so müssten, falls die Gesamtanordnung erhalten bleiben sollte, auf  $p$  weitere Theilungen in den  $m$  Rindenelementen, verbunden mit einer relativen Vergrösserung derselben,  $q$  nachträgliche Theilungen in den  $n$  Epidermiszellen nebst entsprechender Ausbildung dieser Elemente erfolgen.

Die Ueberführung der kantigen Stammform in die stielrunde kann auf dreifache Weise vor sich gehen. Sie kann geschehen durch Reducirung der Kanten, durch Ausfüllung der Thäler, oder durch gleichzeitige Thätigkeit beider Processe. Der erstere derselben wird begründet sein in einer Abnahme der sonst stattfindenden Radialtheilungen<sup>1)</sup> in den Zellen der Kanten; der zweite in einer vermehrten Tangential- und Radialtheilung der Rindenelemente unter den Thälern; im dritten Falle endlich werden beide Vorgänge neben einander stattfinden.

Stellen wir uns nun vor, dass der durch eine lange Reihe von Generationen unter einem bestimmten Entwicklungsgesetz der Art vollzogene Modus der Theilung sich sowohl auf die Rinden-, wie in erhöhtem Grade auf die Epidermiszellen vererbt; dass jedes jugendliche Element die Function überkommen habe, sich durch eine grössere oder geringere Zahl secundärer Wände zu theilen — nehmen wir weiter an, dass, gleichviel ob durch äussere oder innere Einflüsse, das der Pflanze immanente Entwicklungsgesetz allmählig modificirt werde, so liegt nahe, dass der formändernde Einfluss sich in erster Linie in der Rinde, und erst in zweiter in der Epidermis geltend machen wird. Seiner Wirksamkeit stehen aber offenbar nur die drei vorhin erörterten Möglichkeiten zu Gebote. Fassen wir die erste davon näher in's Auge. Unterblieben in den Rindenzellen der Kanten, und zwar ganz local, die Radialtheilungen; fänden, um das früher gewählte Beispiel festzuhalten, in den  $m$  Rindenzellen nicht  $p$ , sondern nur  $p-a$  nachträgliche Theilungen statt, so könnten in den  $n$  Epidermiselementen, welche mit jenen

1) Radial und tangential bezogen auf die an die verschiedenen Punkte der Peripherie gelegten Tangenten, nicht auf den Mittelpunkt des Stammes.

in innigem Gewebeverband stehen, nicht  $q$ , sondern eine ebenfalls nur geringere Zahl,  $q-b$ , von secundären Wänden auftreten.

Im zweiten Falle würde durch erhöhte Theilung der unter den Thälern gelegenen Rindenzellen die Stammoberfläche ebenfalls verkleinert und dadurch den schon vorhandenen Epidermiszellen der genügende Raum zur Bildung von Secundärelementen entzogen.

Bei der dritten der erörterten Möglichkeiten würde sowohl durch local verringertes, als durch erhöhtes Wachsthum der Rinde die Oberfläche des Stammes verkleinert und dadurch die Epidermis local an ihrer Ausbildung verhindert.

Wäre nun die Annahme erlaubt, dass die Rinde hinsichtlich der Theilung ihrer Elemente einem neu auftretenden modificirenden Einfluss leichter nachgäbe, als die Epidermis, dass diese mit grösserer Zähigkeit den ihr vererbten Theilungsmodus festhielte; so läge auch die weitere Vermuthung nahe, dass die durch jenen Einfluss hervorgebrachte Störung im bisherigen Wachsthum an den davon betroffenen Stellen der Epidermis zur dauernden Entwicklungshemmung würde, d. h. unsere anomalen Streifen erzeugte.

Wie aber verhalten sich zu dieser theoretisch entwickelten Ansicht die thatsächlich zu beobachtenden Verhältnisse?

Die Beantwortung dieser Frage kämpft mit grossen Schwierigkeiten. Wie erwähnt wurde, treten die Streifen schon sehr früh auf; man gewahrt sie auf Längsschnitten schon zu der Zeit, in welcher die Epidermiszellen eben Reihenordnung annehmen; allein ihre Erkennung auf Querschnitten entsprechenden Alters ist unmöglich oder doch so unsicher, dass man Zählungen nicht anstellen kann. Wir sind also auf jugendliche Flächenansichten und auf Querschnitte aus späteren Altersstadien hingewiesen, die, wenn auch Fingerzeige gebend, doch kein zwingendes Resultat liefern. — Sodann aber haben die Epidermismutterzellen wie die Rindenelemente eine sehr variable Grösse, und eignen sich desshalb wenig zu Zählungen und Messungen.

Was vor Allem zu Gunsten jener Anschauung spricht, ist der schon früher erwähnte Umstand, dass die Zellreihen der Streifen gleich bei ihrem ersten Auftreten eine durchschnittlich geringere Breite haben, als die der normal entwickelten Partien. Setzt man die Zellbreite der letzteren gleich 1, so beträgt die der anomalen im Mittelwerth  $\frac{2}{3}$ — $\frac{1}{2}$ ; sie kann aber auch, und zwar kommt dies nicht selten vor, auf  $\frac{1}{2}$  herabsinken. — Auf der andern

Seite muss erwähnt werden, dass, wenn die anomalen Reihen auch durchweg schmäler sind, als die nächst benachbarten normalen, es doch auch vorkommt, dass sie gleiche Breite mit ferner liegenden schmaleren, aber normal entwickelten besitzen.

In den nun folgenden Entwicklungsstadien werden die Breiten-differenzen fast immer, und zwar zu Ungunsten der anomalen Streifen, in höherem Grade ausgebildet. (Vergl. Fig. 6 auf Taf. XXXVI, in welcher der Streifen 2 Zellreihen breit ist. Die Trennungslinie der beiden ursprünglichen Zellreihen zeichnet sich noch durch grössere Stärke aus.) Mir liegen Fälle vor, in denen die Zellreihen der letzteren nur  $\frac{1}{2}$  von der Breite der parallel laufenden normalen besitzen. Ja dies geht manchmal soweit, dass die letzteren bei ihrer raschen Ausbildung sich über jene hinwölben, und, Falls die Streifen nur schmal sind, ganz verdecken oder in eine Furche mit schmäler Mündung lagern. Diese Fälle sind besonders lehrreich.<sup>1)</sup>

Stets aber, im entwickelten Zustande sowohl wie in den jugendlichen Stadien, in welchen man eben die Elemente der anomalen Streifen auf dem Querschnitt mit Sicherheit erkennen kann, hat die Rinde überall gleiche Ausbildung. Ihre Elemente nehmen an den in der Epidermis bestehenden Differenzen keinen Antheil.

---

1) Aus einer Summe von Zählungen geht hervor, dass am fertigen Sprosse der Breite von 6 Epidermismutterzellen durchschnittlich ganz oder nahezu 9 Rindenzellen derjenigen grosszelligen Lage entsprechen, welche auf die beiden äussersten Lagen kleiner Elemente nach innen folgt. Die 6 Epidermiszellen sind in 21—22 Secundär-Elemente zerfallen; unter ihnen liegen etwa 11—12 Hypoderma-Zellen und ungefähr ebensoviel Elemente der äussersten kleinzelligen Rindenschicht. Die letztgenannten Zahlen sind aber beträchtlichen Schwankungen unterworfen.

Die Bestimmung der fraglichen Verhältnisse unter den anomalen Streifen ist wegen der grossen Verschiedenheiten sehr schwierig. In den von dem normalen Verhalten am wenigsten abweichenden Fällen findet man auf eine bestimmte Zahl von Epidermismutterzellen etwa die gleiche oder etwas geringere Zahl von Rindenzellen der bezeichneten grosszelligen Schicht. Zwischen diesen und den Fällen, in denen auf eine bestimmte Summe von Epidermiselementen nur die halbe Zahl von Rindenzellen kommt, finden sich alle Mittelstufen.

Liessen sich die entsprechenden Zählungen auch an Querschnitten anstellen, welche dem Entwicklungsstadium entnommen wären, in welchem die jungen Epidermiszellen eben Reihenordnung angenommen haben, so würden sich daraus vielleicht Schlüsse für die Richtigkeit unserer Anschauung gewinnen lassen. Allein, wie schon erwähnt, ist die sichere Erkennung der anomalen Zellen auf dem Querschnitt in diesem Alter zu schwierig; auch würde sich wahrscheinlich der Vorgang dem Auge entziehen, da die ersten, und gerade mächtigsten Störungen so geringfügig sein werden, dass man sie auf dem Querschnitt schwerlich gewahren wird.



Um nun zu den Ursachen der Erscheinung zurückzukehren, so ist klar, dass sie, da eine von aussen wirkende nicht einzusehen ist, ihren Sitz nur in Wachsthumsvorgängen der Epidermis oder der Rinde haben können.

Wollte man die erstere annehmen, so wäre das gänzlich locale Auftreten der Streifen sehr auffallend. Man müsste weiter nach der specielleren Ursache suchen und fragen, woher es komme, dass gerade diese und nur diese Längsstreifen in der Entwicklung gestört werden. — Seitlicher Druck durch gewisse im Wachsthum voraneilende Elemente und dadurch Störung der benachbarten; local mangelhafte Ernährung u. s. w. wären denkbar, würden aber die eigentliche Ursache nur weiter rückwärts suchen lassen. Der Grund, es fehle allen vorhandenen Epidermiszellen an genügendem Raum zur Entwicklung, würde sie schon in die Rinde verlegen. — Am auffallendsten würde es dann aber erscheinen, dass die Streifen sich nur bei dieser einen Pflanze <sup>1)</sup> vorfinden, derjenigen Form gerade, welche den natürlichen Uebergang von den kantigen zu den stielrunden *Rhipsalis*-Arten darstellt.

So führte also Alles zurück auf die oben ausführlicher entwickelte Ansicht, den Sitz der Ursache unserer anomalen Erscheinung in der Rinde zu suchen. — Und in der That scheint sich darin die befriedigendste Lösung zu bieten. Gerade die systematische Stellung der Pflanze giebt der Anschauung, ganz abgesehen von den übrigen ihr zur Stütze gereichenden Umständen, einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit.

Ob nun der formändernde Einfluss sich auch an den heutigen Formen der Sprosse unserer Pflanze genau in der früher erörterten Weise geltend macht, lässt sich natürlich nicht sagen. Wie oben erwähnt, finden sich die Streifen an allen Orten, in den Thälern, wie an den Kanten der Sprosse. Dies würde im Sinne der dritten der besprochenen Möglichkeiten zu deuten sein; allein es wäre ja auch denkbar, dass local erhöhte Theilung unter den Thälern nicht mehr stattfände, sondern auch hier, nachdem dieselben bis zu einem gewissen Grade ausgefüllt worden wären, manohmal local Theilungen unterblieben, und dadurch Störungen im Wachsthum

1) Wie schon erwähnt, wurde einer der beschriebenen Streifen auch an einem Spross von *Rh. pentaptera* beobachtet. Allein es geschah dies zu einer Zeit, in welcher ich mir die hier berührten Fragen noch nicht vorgelegt hatte, und daher auf die Form jenes Sprosses nicht genauer achtete. Spätere Bemühungen, die Streifen an der genannten Pflanze noch einmal aufzufinden, blieben erfolglos.

der Epidermis hervorriefen. Dieser Vorgang würde dann einem Rückschlag auf ein früheres Entwicklungsstadium entsprechen; doch will ich diesen Punkt, obwohl vieles für ihn spricht, dahin gestellt sein lassen.

Was endlich die Berechtigung des im Vorstehenden entwickelten, wie derartiger Erklärungsversuche überhaupt anlangt, so kann dieselbe nach dem heutigen Stande der Wissenschaft wohl kaum noch in Frage kommen. — Man betrachtet den Organismus als einen Complex von vererbten Eigenthümlichkeiten, der aber stets wirksamen verändernden Einflüssen, inneren wie äusseren, unterworfen ist. Wie aber der ganze Organismus, so muss auch jeder seiner Theile, jeder Gewebecomplex und jedes Element in diesem seine ihm durch Vererbung überkommenen Eigenschaften besitzen. — Wäre es nöthig, für die Richtigkeit dieser Behauptung noch Beweise beizubringen, so brauchte bloss auf die früher besprochenen Hemmungsbildungen an den Innenwänden der Schliesszellen der Spaltöffnungen, wie an der die Athemhöhle erzeugenden Wand erinnert zu werden.

Wie die tägliche Erfahrung lehrt, sind einzelne Theile der Pflanze variabler als andere; d. h. sie geben verändernden Einflüssen leichter nach, lassen die vererbten Eigenthümlichkeiten leichter fahren, als andere. Allein wenn dies hinsichtlich der gröberen morphologischen Glieder Thatsache ist, warum soll es nicht auch stattfinden können bei den verschiedenen Geweben überhaupt, wie besonders bei den einer Pflanze, deren äussere Differenzirung auf ein möglichst geringes Maass reducirt ist und bei der deshalb den formändernden Einflüssen nur ein enger Spielraum geboten wird?

Mit Recht kann man daher annehmen, dass den Zellen der Epidermis wie der Rinde ein specifischer Theilungsmodus vererbt ist. Der weiteren Annahme, dass die der letzteren einer verändernden Ursache leichter nachgeben können, als die der ersteren, steht ebenfalls nichts im Wege, wenn man bedenkt, dass in der Rinde das Einzelelement eine untergeordnetere Rolle spielt, während in der Epidermis die einzelne Zelle auch in der Masse noch ihre eigene typische Entwicklungsregel befolgt.

## II.

**Entwicklungsgeschichte der Stammspitze und Längsverlauf der Gefässstränge.**

Es scheint mir am Platze zu sein, bevor ich in das Detail meiner Untersuchung eingehe, znnächst mit einigen Worten die gegenwärtig herrschenden Ansichten über den Bau der Stammspitzen höherer Gewächse zu besprechen. Ich sage die gegenwärtig herrschenden Ansichten, denn über die älteren ist schon an verschiedenen Orten und von verschiedenen Autoren ein historischer Ueberblick gegeben worden. Für uns handelt es sich besonders um die Darstellungen von Nägeli, Sanio, Frank, und um die in neuerer Zeit von Hanstein aufgestellte allgemeine Lehre vom Bau der Vegetationspunkte höherer Pflanzen.

Ich will mit Nägeli beginnen. Nach seiner ersteren Arbeit<sup>1)</sup> besteht der äusserste Theil der Stammspitze aus isodiametrischen, mit Protoplasma dicht erfüllten, in Theilung begriffenen Zellen. In diesem trüben Gewebe, dem Urmeristem, treten hellere Parteen auf, die angefüllt sind mit einem mehr hyalinen Inhalt, und aus verlängerten Elementen bestehen; diese bilden die Anlagen der Gefässbündel. — Bei den Dicotyledonen ist es ein Kreis von Cambiumsträngen, der ausgeschieden wird. Von diesen verschmelzen die näher beisammen liegenden, während die weiter von einander entfernten durch Meristem getrennt bleiben; seltner ist ihre völlige Vereinigung zu einem Ringe. Aus dem Meristem zwischen den Bündeln entwickeln sich später die grossen Markstrahlen, die man daher auch als Markverbindungen bezeichnen kann. — Die zuerst entstehenden und am stärksten sich ausbildenden Stränge sind bei allen Gefässpflanzen gemeinsame, die stamm- und blatteigene kommen gewöhnlich erst später hinzu. Diese Regel gilt überall, wo die Blätter Fibrovasalstränge enthalten; eine Ausnahme machen jedoch die Marsiliaceen und Polypodium, ferner Myriophyllum, Hippuris, Callitriche, bei denen ausser den gemeinsamen schon von Anfang an auch stammeigene Stränge vorkommen.

---

1) Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Heft I, pag. 6, 11 u. s. w.

In seiner späteren Veröffentlichung<sup>1)</sup> hat Nägeli seine Ansicht etwas geändert. Es heisst hier (pag. 2): „In der Stammspitze aller Dicotyledonen werden in dem parenchymatischen Bildungsgewebe (Urmeristem) Cambiumstränge sichtbar, aus denen die in die Blätter ausbiegenden gemeinsamen Gefässstränge sich entwickeln. Diese Cambiumstränge sind zuerst isolirt, nachher werden sie durch den Cambiumring verbunden. Die Gestalt des letzteren hängt von der Stellung der ersteren ab.“ Für die Dicotyledonen ist es charakteristisch, dass ein Cambiumstrang das Bestreben hat, sich rechts und links mit andern Strängen zu vereinigen, und einen Ring zu bilden. Beim gewöhnlichen Dicotyledonentypus werden alle Stränge des Querschnittes zu einem einzigen Ringe vereinigt.

Von der Darstellung Nägeli's wesentlich verschieden ist die von Sanio gegebene.<sup>2)</sup> Nach ihm entstehen die Bündel in einem Ringe kleinzelligen Gewebes, den er als „Verdickungsring“ bezeichnet. Die Bildung dieses Ringes beginnt nicht gleichzeitig, sondern unter den jeweilig jüngsten Blättern zuerst, von wo aus sie seitwärts weiter greift, bis ein continuirlich geschlossener Ring hergestellt ist. An den Stellen, wo die Entstehung des Ringes eingeleitet wurde, entstehen dann in ihm die ersten Cambiumbündel, d. h. diejenigen; welche später in die Blätter ausbiegen, und zwar ist das relative Alter derselben ein verschiedenes; in einem Falle, z. B. bei *Evonymus latifolius*, entstehen sie an den bezeichneten Stellen früher, als der Ring geschlossen ist; im andern, z. B. bei *Ephedra monostachya* beginnt ihre Bildung erst dann, wenn der Ring vollständig geschlossen ist.

Der wesentlichste Unterschied zwischen den Darstellungen der beiden Forscher besteht also darin, dass Nägeli die Cambiumstränge als das Primäre, den sie vereinigenden Ring als das Secundäre bezeichnet, während Sanio gerade umgekehrt den Ring zuerst, und in ihm die Bündel entstehen lässt. — Es ist klar, dass in den Fällen, wo die Bündel in dem Ringe eher entstehen, als er geschlossen ist, und wo an den betreffenden Stellen nur je ein Bündel gebildet wird, — ferner, wo die Zellen des Verdickungsringes eine bedeutende Grösse haben und sich nur wenig von den angrenzenden parenchymatischen Elementen unterscheiden,

1) Dickenwachsthum des Stengels und Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Heft IV.

2) Botanische Zeitung, Jahrgang 1863, pag. 357 etc.

die Frage nur mit grosser Schwierigkeit zu entscheiden ist. Die Differenzen bleiben aber bestehen, und schärfen sich noch mehr zu in den Fällen, wo, wie nach Sanio bei *Ephedra monostachya* unter den jüngsten Blättern je zwei Bündel in dem Ringe gebildet werden.

Allein Sanio ist in der Zergliederung des Vegetationspunktes noch weiter gegangen. Bei seinen ausserordentlich genauen Untersuchungen fand er, dass, noch ehe die Anlage des Verdickungsringes beginnt, schon zwei deutlich unterschiedene Gewebelagen erkennbar sind: eine innere, grosszelligere, mit dunklem Inhalt erfüllte, die er als Urmark bezeichnet, und eine äussere, dünnwandigere, in lebhafterer Theilung begriffene, die er Aussenschicht nennt. Aus dem inneren Theile der letzteren geht dann weiterhin der Verdickungsring hervor, während der äussere die Rinde bildet, und zugleich den Blättern den Ursprung giebt. Der Verdickungsring besteht wohl in den meisten Fällen aus zwei Zelllagen.

Zum Theil mit Nägeli übereinstimmend, zum Theil gänzlich von ihm abweichend, äussert sich Frank über die Entstehung der Gefässbündel in der Stammspitze.<sup>1)</sup> Nach ihm (l. c. pag. 178 und 179) entstehen bei *Taxus baccata* die Cambiumbündel isolirt unter den jüngsten Blättern, in welche sie dann hineinwachsen; allein sie bilden, wie radiale Längsschnitte lehren, Zweige der schon vorhandenen älteren, tiefer liegenden Blattspurstränge, wachsen also nicht, wie Nägeli und auch Sanio wollen, von ihrer Entstehungsstelle aus im Blatt hinauf und im Stamm hinab, sondern stets von unten nach oben. Die Frank'sche Ansicht würde mit der früher von Schacht geäusserten übereinstimmen, wenn der letztere seine Cambiumstränge nicht im Verdickungsringe entstehen liesse, der nach Frank nicht vorhanden ist. — Wie dieser angiebt und auch aus seiner Figur 25 auf Taf. V erhellt, ist auch bei *Taxus* schon zur Zeit der Anlage der ersten Bündel eine centrale Zellgruppe mit grösseren Elementen, das Urmark Sanio's, von einer kleinzelligeren Aussenschicht deutlich unterscheidbar. — Die Entstehung der Gefässbündel bei *Quercus* stimmt im Wesentlichen mit der von *Taxus* überein.

Im Anschluss an einige Beobachtungen von Sanio hat später Hanstein eine allgemeine Theorie über die Anordnung und Genesis

1) A. B. Frank. Ein Beitrag zur Kenntniss der Gefässbündel. Botan. Zeitung 1864, pag. 149 etc. und pag. 377 etc.

der Gewebe in den Vegetationspunkten höherer Pflanzen aufgestellt.<sup>1)</sup> Nach dieser überzieht die äusserste Zelllage continüirlich den ganzen Vegetationskegel; sie theilt sich nur durch radial gerichtete Wände, und stellt später die Epidermis her; diese Schicht wird als Dermatogen unterschieden. Auf sie folgt nach innen eine, nach den verschiedenen Pflanzen auch verschiedene, Anzahl ebenfalls sich ununterbrochen fortsetzender Mantellagen, welche den Bildungsheerd für die primäre Rinde darstellen, und als Periblem bezeichnet werden. Von diesem umschlossen folgt nun die dritte, centrale Zellmasse, das Plerom, welches zu innerst das Mark und darauf folgend das Procambium herstellt. Während die Gipfelzellen aller drei Gewebesysteme in vielen Fällen sich in nichts von ihren weiter nach unten oder aussen folgenden Schwesterzellen unterscheiden, zeichnen sich in anderen eine oder mehrere derselben durch bedeutendere Grösse aus, und können als Initialen des betreffenden Gewebes bezeichnet werden. Nie aber vollziehen diese die Function echter Scheitelzellen, sondern sind in jeder Beziehung ihren Schwesterzellen gleichwerthig.

Zwischen dieser und der von Sanio gegebenen Darstellung findet sich eine wesentliche Differenz, welche darin besteht, dass nach dem letzteren der Verdickungsring aus dem innersten Theile der Aussenschicht, nach Hanstein dagegen mit dem Mark aus dem Plerom hervorgeht.

Gegen die Richtigkeit der letzteren Annahme ist schon von Russow<sup>2)</sup>, der sich in allen wesentlichen Punkten an Sanio schliesst, das Bedenken erhoben worden, dass danach der untere, im Stamm hinab-, und der obere im Blatt hinaufwachsende Theil der Blattspurstränge, welcher dem Epiblastem Hanstein's seine Entstehung verdankt, als aus morphologisch differenten Dingen zusammengesetzt zu betrachten seien. Wie besonders seine Untersuchungen an *Equisetum* zeigen, ist diese Anschauung in der That nicht haltbar, und ich werde ebenfalls später Thatsachen anführen, mit welchen sie nicht in Uebereinstimmung steht.

Während sich sowohl durch Hanstein's eigene, wie durch Anderer spätere Untersuchungen die Beobachtungen immer mehr gehäuft haben, welche den Phanerogamen ein Wachsthum durch

1) Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Bes. abgedr. a. d. Festschrift der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zum 50jähr. Jubiläum der Univ. Bonn.

2) Russow, Vergleichende Untersuchungen etc. pag. 182.

Jahrb. f. wiss. Botanik. IX.

den der Gefässkryptogamen analog gebaute Scheitelzellen absprechen, und dafür eine Lage gleichwerthiger, den ganzen Vegetationskegel überziehender Zellen, das Dermatogen, substituieren, sind in neuester Zeit in Bezug auf eine scharfe Sonderung von Plerom und Periblem, wie sie zwar nicht vom Urheber der ganzen Lehre, wohl aber von Andren angenommen wird, Einwände gemacht worden. Gestützt auf seine zahlreichen Untersuchungen, kommt Warming<sup>1)</sup> zu dem Ergebniss, dass beide Gewebepartieen allmählig in einander übergehen und eine genaue Absetzung derselben gegen einander nicht vorhanden ist. — Es war dies einer derjenigen Punkte, auf welchen auch ich bei meinen Untersuchungen ein Augenmerk richtete; das Resultat, welches sich hierbei ergab, ist dem von Warming gefundenen völlig conform.

Nach dieser historischen Uebersicht gehe ich zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen über.

Nur aus zwei der früher beschriebenen Gruppen stand mir jugendliches Material in ausreichendem Maasse zur Verfügung, nämlich aus der der zweiflügligen und der der rundgliedrigen Formen. Von den letzteren war es besonders *Rh. Saglionis*, deren lange Sprosse ein günstiges Object darboten; von den ersteren waren es *Rh. crispata* und *Rh. rhombea*. Ungleich geeigneter aber als die letzteren erwies sich *Lepismium radicans*, dessen Stammspitze daher am eingehendsten untersucht wurde. Mit dem letzteren soll begonnen werden.

#### *Lepismium radicans.*

Wie schon früher erwähnt, stehen die Blätter der meisten Sprosse dieser Pflanze nach  $\frac{1}{2}$ , bei einer geringeren Anzahl nach  $\frac{1}{3}$  Stellung, und in seltneren Fällen in 4 Zeilen. — Von Gliedern der letzten Art standen mir zur entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung keine zur Verfügung; alles im Nachfolgenden Gesagte bezieht sich auf solche mit  $\frac{1}{2}$  oder  $\frac{1}{3}$  Stellung der Blätter. Doch glaube ich mit Sicherheit annehmen zu dürfen, dass die bei diesen gefundenen Verhältnisse sich ohne weiteres auf jene übertragen lassen. — Da die Blätter in geraden Zeilen am Stamm stehen, und keine Drehungen in der Stammspitze stattfinden, so ist der morphologische Ort der jüngsten Blätter ein stets fest bestimmter; sie stehen um  $180^\circ$  bei  $\frac{1}{2}$  (Taf. XLI, Fig. 17), und um  $120^\circ$  bei  $\frac{1}{3}$  Stellung von einander entfernt, ein wichtiger Umstand, der bei

1) *Récherches sur la ramification des Phanérogames. Résumé français p. IV, a. V.*

der Untersuchung der Stammspitze schwer in die Wagschale fällt. — Dabei sind, wie ebenfalls schon früher mitgeteilt wurde, je zwei resp. drei Blattanlagen einander genähert, im frühesten Zustande fast wirtelartig, während sie später immer mehr auseinander-rücken, und nicht selten im Alter völlig nach alternirender  $\frac{1}{2}$  Stellung stehen.

Bislang wurde der Längsverlauf der Gefässstränge fast ganz ausser Acht gelassen. Da derselbe aber leitende Gesichtspunkte abgiebt für die Deutung der complicirten Bilder, welche die Stammspitze darbietet, so erscheint es zweckmässig, denselben zu erörtern, bevor zu jener geschritten wird.

Um über die genannten Verhältnisse Klarheit zu erlangen, trägt man von einem Stück des ausgebildeten Sprosses Epidermis und Rinde in der Mitte bis auf den Holzkörper, an den Flügeln bis auf die Rindenbündelschicht auf beiden Seiten ab. Nach gelindem Kochen in verdünnter Kalilauge gewährt das so hergestellte Präparat ein übersichtliches Bild von dem Verlauf der Gefässbündel in der Rinde sowohl wie im Holzkörper (vergl. Taf. XLI, Fig. 15, und dazu die Querschnittszeichnung Fig. 14 auf gleicher Tafel).

Zunächst gewahrt man, dass das aus einem Blatt in die Rinde tretende Bündel sich hier alsbald verzweigt, und zwar nicht nur in Richtung des Medianschnittes, sondern auch in dem dazu senkrechten, was übrigens aus den Querschnitten später noch genauer erhellen wird. (In der Zeichnung ist nur die eine nach oben liegende Reihe der Stränge dargestellt worden.) Trotz der meist mehrfachen Verästelung lassen sich aber doch die ursprünglichen Blattspurstränge stets sicher verfolgen, sowohl wegen ihres directen Verlaufs, als auch besonders wegen der meist etwas bedeutenderen Grösse, durch welche sie sich von den von ihnen abgegebenen Aesten unterscheiden. — Folgt man ihrem Laufe, so findet man, dass sie nicht, wie vielleicht zu erwarten wäre, direct in den innern Holzkörper einbiegen, sondern schwach geneigt gegen denselben in der Rinde verlaufen, und erst auf der Höhe des nächst unteren Blattes in ihn eintreten. — Es ist somit zunächst die Thatsache constatirt, dass die aus dem Blatt in die Rinde tretenden Spurstränge in dem zu ersterem gehörenden Internodium Rindenbündel darstellen und erst im folgenden Internodium zu Bündeln des eigentlichen Holzkörpers werden. — Die Stränge, welche sich von den eben besprochenen Hauptbündeln in der Rinde abzweigen,



bilden hier ein vielfach verzweigtes und anastomosirendes Geflecht. Manche derselben haben auf kurze Strecken einen horizontalen Verlauf; ebenso finden sich häufig horizontale Anastomosen zwischen senkrecht oder geneigt verlaufenden Strängen. Die Grösse derselben ist sehr verschieden. — Manchmal verläuft ein stärkeres Bündel dicht am Rande des Flügels demselben parallel, ohne dass hierin aber eine Gesetzmässigkeit bestände.

Allein nicht alle Rindenbündel sind Blattspurstränge oder deren Aeste. Einige, bei unserer Pflanze freilich nur wenige, gehören dem auf der Basis des Blattes befindlichen Achselspross an. Dieselben erreichen unter dem noch ruhenden Achselspross nie eine bedeutende Entwicklung, zeigen aber ein bemerkenswerthes Verhalten. Während sich nämlich die mehr nach unten gelegenen an die Stränge anschliessen, welche dem zu dem Achselspross gehörenden Blatte entstammen, legen sich die oberen an die Blattspurstränge, welche, vom nächstoberen Blatt herabkommend, hier in den Holzkörper treten; die in der Mitte befindlichen biegen häufig nach kurzem Schrägverlauf selbständig in den letzteren ein; dasselbe kann, wenn auch seltner, von Aesten geschehen, welche sich von dem Hauptblattspurstrange abgezweigt haben, ja es kann dieses Eintreten mitten im Internodium vorkommen. — Betrachten wir nun den Verlauf der Bündel des normalen Holzkörpers. Jede Hälfte des Ovals führt in den meisten Fällen 5 bis 7, seltner 8 oder noch mehr Stränge. Die mittleren von diesen lassen sich meist auf weite Strecken, durch mehrere Internodien hinab, verfolgen, ohne dass sie seitwärts mit einander verschmelzen. Ihr Verlauf ist gewöhnlich ein tangential senkrechter; in anderen Fällen sind sie leicht hin und her gebogen. — Hin und wieder zweigen sich von den stärkeren Strängen dünnere ab, die sich an die stärkeren benachbarten legen und diese mit jenen verbinden. Dann kann sich ein Hauptstrang selbst theilen, und zwei gleich grosse Aeste hergeben, die entweder beide mit den benachbarten Bündeln verschmelzen, oder deren einer sich nur seitlich anlegt, während der andere isolirt seinen Lauf fortsetzt, oder die endlich beide selbständig nach unten verlaufen. Es kann auch vorkommen, dass zwei aus der Theilung eines Stranges hervorgegangene Bündel nach Bildung einer längeren oder kürzeren Masche sich selbst wieder mit einander vereinigen, ohne Anastomosen mit den Nachbarsträngen gebildet zu haben. — In der Nähe des Eintritts der Blattspurstränge gewahrt man keine auffallende Veränderungen. Die an den Enden

des Ovals neu eintretenden Bündel können auf weitere Strecken isolirt am Rande des Körpers hinab verlaufen, oder sich schon früh mit den nächst liegenden vereinigen. Auf das Verhalten der übrigen, mehr nach innen liegenden Bündel hat der Eintritt der Blattspurstränge keinen Einfluss.

Gestützt auf die zahlreichen Untersuchungen von Hanstein und Nägeli gehen wir von der Annahme aus, dass die Blattspurstränge im Stamm der Dicotyledonen eine bestimmte gesetzmässige Anordnung haben, dass in ihrem Theilen und Aneinanderlegen feste Beziehungen bestehen. — Mit dieser Voraussetzung lässt sich aber das eben mitgetheilte Resultat der Untersuchung des fertigen Zustandes unserer Pflanze, — einer Untersuchung, die sich an Arten mit stärkeren Gliedern, z. B. *Rh. Swartziana*, viel leichter ausführen lässt, — nicht in Einklang bringen. Der Verlauf jener Stränge bietet vielmehr ein Bild der vollständigsten Regellosigkeit dar, deren Erklärung auf zweierlei Weise möglich ist. Entweder wird sie, — und dann halten wir an der obigen Annahme fest, — erst durch nachträgliches Wachsthum, zumal durch Einfügung stammeigener, secundärer Stränge hervorgebracht, ist also der Anlage nach nicht vorhanden; oder sie ist — und dann weichen wir von der herrschenden Anschauung ab — schon in der Entwicklung begründet, die Blattspurstränge zeigen kein streng gesetzmässiges Verhalten in ihrem Verlauf, und die stärkeren Stränge auf den grösseren Seiten des Holzkörper-Ovals sind vielleicht stammeigene.

Auf diese Fragen kann ausschliesslich die Entwicklungsgeschichte Antwort ertheilen.

Die Gestalt des Vegetationspunktes von *Lep. radicans* erhellt aus den Abbildungen Fig. 1 auf Taf. XXXI, Fig. 1 auf Taf. XLIII und Fig. 17 auf Taf. XLI. Der Gipfel desselben ragt nur wenig über das jüngste Blatt hervor; über diesem ist seine Form, von oben gesehen, nahezu kreisrund.

Das Zellnetz des Scheitels wurde auf zarten Schnitten mehrfach genau untersucht. Eine bestimmte Gruppierung der Elemente um eine grössere centrale Zelle, derart, dass man diese als Scheitelzelle zu betrachten hätte, liess sich nie erkennen (Taf. XLIII, Fig. 2). Freilich fand sich fast stets im Mittelpunkte eine Zelle von etwas grösserem Umfang, c in der cit. Figur, doch war dieser sicher nie der Werth einer Scheitelzelle zuzusprechen. In dem dargestellten Falle ist das links unter c liegende Element nahezu

ebenso gross, und wohl als Schwesterzelle, sicher aber nicht als Segment in dem geläufigen Sinne zu betrachten. Ebenso wenig gilt das letztere von den übrigen um c gelagerten Elementen. Ein Blick auf die ganze Fläche lehrt aber, dass die sämtlichen Zellen der Mitte die weiter nach aussen folgenden an Grösse übertreffen, und somit als Initialen des Dermatogens zu bezeichnen sind.

Hinsichtlich des berührten Punktes stimmt der Längsschnitt durch die Vegetationsspitze mit deren Flächenansicht vollkommen überein. Auf dem medianen sowohl, wie auf dem lateralen überzieht die äusserste Zelllage continuirlich den ganzen Scheitel. Keines ihrer Elemente greift mit scharfer Spitze in das unter ihr liegende Gewebe, und keines zeigt tangentiale Theilung (Taf. XLII, Fig. 1).

An dem Präparat, welches der bezeichneten Abbildung zu Grunde lag, war die Anordnung der Zellen sehr regelmässig; in anderen Fällen kamen leichte Abweichungen vor. So war mehrfach in der Mitte des Scheitels ein grösseres Element zu beobachten, welches etwas tiefer in die äusserste Periblemreihe ragte, als die benachbarten Zellen; doch war das vorspringende Ende stumpf abgeflacht, nicht keilförmig zugespitzt. — Weiter wurden zwei Fälle wahrgenommen, in denen Form und Lagerung der an der einen Seite der etwas grösseren Gipfelzelle gelegenen Dermatogen- und der unter dieser befindlichen Periblemzelle den Anschein darboten, als stammen beide Elemente aus einem Segment der Initial- als Scheitelzelle. — Doch waren dies nur Ausnahmefälle, denen in Anbetracht der vorhin besprochenen Flächenansichten wenig Bedeutung beizulegen ist.

Von diesen Vorkommnissen abgesehen stimmen meine Beobachtungen über die äusserste Zellschicht mit den Angaben Hanstein's hinsichtlich der allgemeinen Bedeutung derselben bei den Phanerogamen vollkommen überein. Die ganze Lage theilt sich durch allseitig gerichtete Radialwände<sup>1)</sup>, und geht nach unten ununterbrochen in die Epidermis über, welche also im Dermatogen ihren Bildungsheerd hat.

Die auf das letztere nach innen folgende Zelllage, die äusserste

1) Zweifelhaft ist es mir geblieben, ob nicht in den Dermatogen- oder schon jugendlichen Epidermiszellen in den scharfen Winkeln, welche die jungen Blätter mit dem Stamm bilden, tangentiale Wände auftreten. Die Anordnung jener Zellen gewährte jedenfalls mehrfach den Anschein, als kämen Tangentialtheilungen vor.

Periblemschicht Hanstein's, lässt sich in den meisten Fällen gleicherweise als continuirliche Mantellage über den ganzen Vegetationspunkt verfolgen; doch treten hin und wieder schon tangentiale Wände auf, welche die genaue Anordnung der Zellschicht stören. In noch höherem Maasse gilt dies für die zweite Periblemlage; doch lässt auch sie sich fast stets noch als Continuum über den Kegel verfolgen. Die nun folgende dritte Schicht endlich ist wegen der vielfach auftretenden tangential gerichteten Wände als eigentliche Mantellage nicht mehr zu betrachten. —

Ueber die inneren Vorgänge im Vegetationspunkte unserer Pflanze geben Längsschnitte, wie später genauer erhellen wird, nur höchst ungenügende Auskunft; man ist hier in erster Linie auf zarte Querschnitte angewiesen. Erst wenn man sich vermittelt dieser eine klare Vorstellung der complicirten inneren Verhältnisse verschafft hat, kann man jene zu Hülfe ziehen. Sie dienen dann nicht nur zur Controllirung und Bestätigung der auf andrem Wege gefundenen Thatsachen, sondern ergänzen auch hinsichtlich der Punkte, welche auf Querschnitten nur schwer oder gar nicht zu lösen sind.

Dem entsprechend sollen nun zunächst die Bilder, welche successive Querschnitte durch die Stammspitze darbieten, genauer erörtert werden.

Der jüngste Schnitt ist nicht genau kreisrund, sondern auf den Blattseiten schwach abgeflacht, und zwar auf der einen Seite etwas stärker, als auf der andern. Wie sich aus dem Vergleich mit dem folgenden Schnitt ergibt, liegt die abgeflachtere Seite über der Ansatzstelle des jüngsten Blattes. Es lassen sich zwei differente Gewebepartieen erkennen, eine mittlere, etwas grosszelligere, deren Elemente dunkleren Inhalt führen, und sich durch Wände theilen, welche nach allen Richtungen orientirt sind; und eine äussere, jene rings umgebende, die aus Zellen besteht, welche durchschnittlich kleiner sind, etwas helleren Inhalt besitzen und sich lebhaft, zumal durch tangential gerichtete Wände theilen. Die dem Mittelpunkte des Stammes naheliegenden Zellen der Innenschicht haben eine schon gleichmässiger polyedrische Gestalt angenommen. — Die Dermatogen- und äusserste Periblemlage verlaufen ununterbrochen um die Peripherie des Zellnetzes; nur treten in der letzteren hin und wieder Tangentialwände auf. Zahlreicher noch finden sich diese in der zweiten nach innen folgenden Zellschicht, sodass sie als eigentliche Mantellage kaum noch betrachtet werden

kann. — Zwischen der centralen und der sie umgebenden Zellpartie ist eine scharfe Grenze nicht zu ziehen, sondern der Uebergang von der einen zur andern ein ganz allmäliger. Von den innersten, am weitesten ausgebildeten Zellen der Innenschicht bis zu den ersten Zellreihen der Aussenschicht stufen sich die Grössenverhältnisse allmähig ab. Ob ein ähnlicher Uebergang auch hinsichtlich des Inhaltes der Zellen stattfindet, wage ich nicht zu entscheiden. Es gewährte zwar mehrfach den Anschein, allein derartige Bestimmungen sind höchst unsicher und ich will desshalb diesen Punkt dahin gestellt sein lassen. — Eine ähnliche erste Gewebesonderung, wie die beschriebene, hat Sanio beobachtet bei *Ephedra monostachya*, *Menispermum*, *Carpinus* u. s. w. Er bezeichnet die innere grosszelligere Partie als „Urmark“, die peripherische als „Aussenschicht.“

Auf dem nun folgenden Schnitt (Taf. XLIV, Fig. 1) trifft man das erste Blatt, welches sich als seitliche Ausbreitung auf dem Querschnitt zu erkennen giebt. Gleichzeitig gewahrt man auf der Blattseite in den inneren Zellen der Aussenschicht eine kleinzellige Gewebegruppe, die tangential etwas verlängert ist, und deren Elemente, 6 — 7 an der Zahl, offenbar durch eben stattgehabte Theilung entstanden sind. Dies ist die erste Anlage des normalen Gefässbündelringes und, wie sich weiter ergeben wird, auch des Rindenbündelsystems. Das Gewebe des jugendlichen Blattes geht ununterbrochen in das der Aussenschicht des Stammes über; die Dermatogen- und äusserste Periblemschicht zieht sich continuirlich darüber hinweg. Das ganze innere Gewebe des Blattes ist in lebhafter Tangentialtheilung begriffen, ein Ausdruck des hier stattfindenden raschen Wachsthum in radialer Richtung.

Der nächst tiefere Querschnitt trifft wegen der beinahe wirtelartigen Stellung der Blätter bei  $\frac{1}{2}$  Stellung derselben neben dem untern Theile der jüngsten auch den obern Theil der zweiten, und bei  $\frac{1}{3}$  Stellung auch den der dritten Blattanlage. Hier bietet das Ganze einen auffallenden Anblick dar, der für einen Schnitt mit drei Blattanlagen genauer erörtert werden soll.

Wie angedeutet hat derselbe die drei auf fast gleicher Höhe stehenden jüngsten Blattanlagen getroffen; (Taf. XLV, Fig. 1, a ist die jüngste, b die zweit-, c die drittjüngste; a ist auf einer relativ tieferen, b auf einer etwas höheren, und c gerade unter der oberen Ansatzstelle durchschnitten). Die Veränderungen, welche sich auf dem Schnitte an den drei aufeinander folgenden Blättern darbieten,

kann man also nicht als die genau auf einander folgenden Altersstadien betrachten. Dies wäre dann der Fall, wenn die Blätter in relativ gleicher Höhe getroffen wären, was offenbar nur auf successiven Schnitten möglich ist. Nichtsdestoweniger können wir aber, wie gerade die tiefer geführten Querschnitte lehren, die auf unserm Präparat sich darbietenden Veränderungen als die auf einander folgenden Entwicklungsstadien derselben Anlage auffassen.

Aus der Gesamtanordnung des Zellnetzes lässt sich mit Sicherheit schliessen, dass auch hier die Einleitung zu der Zelltheilung, welche im weiteren Verlaufe den Gefässbündelring bildet, mit einigen wenigen Zellen unter Blatt a begonnen hat, welche wie in dem vorhin beschriebenen Falle eine kleine tangential gestreckte Gruppe bildeten. Auf unserm Schnitt hat sich diese nun nach beiden Seiten flügelartig verbreitert, und ist mit zwei seitwärts liegenden, den Stammseiten  $\alpha$  und  $\beta$  nahezu parallel laufenden ähnlichen Gewebestreifen in Verbindung getreten. Dabei hat sich die ursprünglich kleine Zellgruppe auch in radialer Richtung vergrössert, und eine Mächtigkeit von meist drei Zelllagen erreicht. In den beiden einwärts gebogenen Flügeln dagegen, d. h. in der Richtung, in welcher der neue Theilungsmodus sich bewegt, nimmt die Zahl der Schichten wieder ab, und sinkt schliesslich an den Stellen, wo die Vereinigung mit den beiden seitwärts liegenden Streifen erfolgt, auf je eine Lage herab, um sich in den letztern selbst wieder auf zwei zu erheben. — Betrachten wir nun das zweitjüngste Blatt b, das eine fast halbkreisförmige Gestalt hat, und dessen Ansatzstellen auf der einen Seite durch einen kleinen Flügel, auf der andern durch eine leichte Einkerbung gekennzeichnet sind. Im Zellnetz desselben, gleichweit entfernt von den beiden Ansatzstellen, sehen wir eine aus etwa 6—7 Elementen bestehende Zellgruppe, (die Grenzen derselben sind nicht genau bezeichnet), welche neben dem übrigen Gewebe des Blattes von dem des Stammes durch Zellschichten getrennt ist, welche in lebhafter Theilung durch Wände begriffen sind, die eine zum Blattmittelpunkte tangentiale Richtung haben, und eine stammeinwärts gekehrte schwach bogenförmig gekrümmte Zone darstellen. — Alles von Blatt b Gesagte gilt auch für Blatt c, nur dass dieses schon weiter entwickelt ist, und die kleinzellige Gewebegruppe, welche der Grösse des Blattes entsprechend hier aus einer vermehrten Zahl von Elementen besteht, mehr im Mittelpunkt führt. Die

bogenförmig an der Grenze von Stamm und Blatt verlaufende Theilungsschicht fällt hier ebenfalls, und zwar in erhöhtem Maasse in's Auge. — Zu dem Zellnetz des Stammes zurückkehrend, gewahren wir im Innern, etwa 5 Zelllagen von der Peripherie entfernt, parallel der Seite  $\gamma$  einen ähnlichen Streifen kleinzelligen Gewebes, wie er parallel den Seiten  $\alpha$  und  $\beta$  gefunden wurde. Derselbe ist durchgängig mindestens zwei, stellenweis drei Zelllagen stark. Von der ähnlichen Zone unter  $\alpha$  ist er durch drei grössere parenchymatische Zellen getrennt; auf der andern Seite von dem Streifen unter  $\beta$  ungefähr ebenso weit, doch sind hier die trennenden Zellen in Theilung durch radial gerichtete Wände begriffen. An letzterer Stelle neigen die Streifen mehr zu einander hin, während sie unter dem Blatt b weiter auseinanderstehen, gleichsam geöffnet erscheinen. — Die äusserste Zelllage, die junge Epidermis abgerechnet, ist die Rinde auf den Seiten  $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$  zwischen 4 und 6, meist 5 Zelllagen stark, die in lebhafter Theilung durch vorwiegend tangentiale Wände begriffen sind. — Das Mark führt seine grösseren Zellen an der Seite der beiden entwickelteren Blätter. Nach dem jüngsten hin, in der Spitze des ungefähr gleichschenkligen Dreiecks, welches die drei kleinzelligen Gewebestreifen mit einander bilden, werden seine Elemente etwas kleiner, und man gewahrt hier schon einige tangential gerichtete junge Wände, welche eben denselben Process der Abtrennung des zum Blatt a gehörenden Theiles der kleinzelligen Gewebzone zu wiederholen beginnen, welcher unter den beiden älteren schon vollzogen ist.

Möge dieses Präparat damit vorläufig verlassen werden. Alles, was eben von einem dreizeiligen Spross gesagt wurde, gilt selbstverständlich auch für einen zweizeiligen. Der Unterschied besteht nur darin, dass anstatt der drei Blätter nur zwei einander gegenüberstehende, und dementsprechend auch nur zwei mit ihnen alternirende Streifen kleinzelligen Gewebes vorhanden sind. Der eine dieser Streifen ist in Fig. 2 auf Taf. XLV dargestellt; es ist aber hier schon beiderseits die Trennung von den zu den Blättern gehörigen Partien erfolgt. Im Uebrigen sind die Verhältnisse hier, wie die Abbildung lehrt, ganz wie vorhin.

Auf dem Schnitt<sup>1)</sup>, welcher dem oben beschriebenen folgt, haben sich die Verhältnisse etwas geändert. Die Blattbasen sind

1) Eine Abbildung dieses Präparates konnte nicht beigelegt werden. Doch verweise ich auf die ein nur wenig älteres Stadium von einem zweizeiligen Spross darstellende Figur 1 auf Taf. XLVI.

mit dem Stamm vereinigt; der letztere hat eine stumpf dreikantige Form angenommen, dessen Kanten nach dem relativen Alter der Blätter verschieden stark vorspringen. In den Mitten der beiden entwickelteren Kanten, parallel dem nach dem Mittelpunkt des Stammes gelegten Radius, gewahrt man je einen ziemlich gleichförmigen Gewebestreifen, der eine Breite von meist zwei Zelllagen hat. Die Elemente derselben zeichnen sich vor den benachbarten parenchymatischen Zellen dadurch aus, dass sie sich vorwiegend durch tangentielle Wände theilen und einen etwas helleren Inhalt führen. In jedem dieser Streifen findet sich eine Zellgruppe, bestehend aus 2 oder 3 sehr kleinen Elementen, welche die Fortsetzung der nach unten wachsenden Bündel bilden, die sich in den Blättern b und c des vorigen Schnittes fanden. Unter dem jüngsten Blatt ist hiervon noch nichts zu sehen. — Die früher einem verlängerten Dreieck gleichende, an der Basis beiderseits unterbrochene kleinzellige Gewebezone im Innern hat eine veränderte Gestalt angenommen. Alle drei Seiten sind nahezu gleich und schwach nach einwärts gekrümmt; das Gewebe an den Unterbrechungsstellen, durch zahlreichere Wände getheilt, erscheint jetzt ebenfalls kleinzellig, und verbindet nun, im Bogen verlaufend, die früher getrennten Partien, vergl. die entsprechenden Stellen in Fig. 1, Taf. XLVI. Doch ist zu bemerken, dass dieses Verbindungsgewebe meistens nicht völlig so kleinzellig wird, wie die seitlichen Lamellen, sondern sich durch wenig erheblichero Grösse davon unterscheidet. — Die Elemente des Markes nehmen eine gleichmässigere Form an; zwischen ihnen treten kleine Interzellularräume auf, ein Process, der innen beginnt und allmähig nach aussen vorschreitet. Die ganze Entwicklung des Markes geht überhaupt in centrifugaler Richtung vor sich, eine Thatsache, welche eine Bestätigung für die Angabe Nägeli's liefert, dass der genannte Entwicklungsgang des Markes der bei höhern Pflanzen allgemein herrschende sei. Doch hindert dies nicht, dass auch später noch in den innersten Markzellen junge Theilwände auftreten, im Gegentheil ist dies eine nicht selten zu beobachtende Thatsache.

Zu der Zeit nun, in welcher die Bildung der beschriebenen Ueberbrückungen vor sich geht, — doch lässt sich der Zeitpunkt nicht genau angeben, oft geschieht es etwas früher, oft etwas später, — und wo die den Seiten des Stammes parallel laufenden Streifen kleinzelligen Gewebes eine Mächtigkeit von durchschnittlich drei Zelllagen erreicht haben, beginnt in ihnen ein neuer



Theilungsprocess: es entstehen Procambiumbündel. An den betreffenden Stellen gewahrt man in dem äussersten Theile der Zone einige rasch auf einander folgende Wände, durch welche zwei oder drei sehr kleine Zellen hergestellt werden. Um diese treten alsbald weitere Theilungen auf, sodass ein kleinzelliger Gewebekörper entsteht, der die Gestalt eines Kreises, oder, was häufiger der Fall ist, einer Ellipse hat, deren grosse Achse dem Radius des Stammes parallel gerichtet ist. — Auf dem zuletzt beschriebenen Schnitt sind die ersten Anfänge dieser Bündel sichtbar; in Fig. 1 auf Taf. XLVI bei pp, sind dieselben schon etwas weiter entwickelt. — Sie entstehen bei den dreikantigen Sprossen an den mit den Blättern alternirenden Stammseiten zu je 3 oder 4; bei den mit zwei Flügeln versehenen zu 4 bis 6, je nachdem der Spross schwächer oder stärker ist. — Diese Bündel, deren Anlage eben verfolgt wurde, haben mit den Blättern keinen Zusammenhang, sondern sind stammeigen. Sie bilden später das eigentliche Gerüst des Stammes, und stellen die Anlagen der Bündel dar, welche sich früher auf dem Präparat des fertigen Zustandes mit den Blättern nicht in Verbindung bringen liessen. Die Entwicklungsgeschichte zeigt sonach, dass die zweite der oben aufgestellten Annahmen, nach welcher die Unregelmässigkeit in der Lagerung der Stränge der Anlage nach begründet sei, thatsächlich die richtige ist, und dass unser Fall eine Ausnahme von der sonst für die höhern Pflanzen ziemlich allgemein geltenden Regel bildet.

Wie aber verhält sich nun der erstentstandene unter dem Blatt gelegene Theil des kleinzelligen Gewebes? Während der Trennung desselben von den den Seiten des Stammes parallel laufenden Streifen verliert sich seine tangential verlängerte Form immer mehr. Während sie allmähig in eine rundliche übergeht, entstehen in ihrem Innern einige sehr kleine Elemente. In dieser Form stellt das Bündel die Anlage der Blattspurstränge und damit zugleich die sämmtlicher Rindenbündel dar.

Es wird nicht überflüssig sein, auf die eben beschriebenen Vorgänge einen kurzen Rückblick zu werfen. Wie wir gesehen, geht die Entwicklung auf sehr kurzer Strecke mit grosser Schnelligkeit vor sich. Die aufeinander folgenden Blätter bilden sich, einmal angelegt, ungemein rasch aus, und demgemäss auch die mit ihnen in Verbindung stehenden inneren Partien der Stammspitze. — Die erste Gewebesonderung besteht in dem Auftreten einer innern, etwas grosszelligeren Partie, dem Urmark, und einer dasselbe um-

gebenden, kleinzelligeren, der Aussenschicht. Beide sind nicht scharf gegen einander abgesetzt, sondern zeigen einen allmähigen Uebergang. — Die nächste Differenzirung geht nun in der Aussenschicht vor sich, indem sie, und zwar unter dem jüngsten Blatt zuerst, in ihrem innern an das Mark grenzenden Theile in ein kleinzelliges Gewebe zerfällt. Das letztere bildet die Anlage des späteren Holzkörpers, während aus dem peripherischen Theile der Aussenschicht die Rinde hervorgeht. Diejenigen Theile der kleinzelligen Zone, welche unter den Blättern gelegen sind, werden schon früh von den den Seiten des Stammes angehörenden getrennt; jene liefern die Rindenbündel, diese die stammeignen Stränge des Holzkörpers.

Darin stimmt meine Untersuchung mit der Darstellung Sanio's überein, dass der Anlage der Procambiumbündel eine kleinzellige Gewebezone vorausgeht, in welcher erst die Bündel entstehen. Diese Zone, Sanio's „Verdickungsring“, ist das Primäre, die Procambiumbündel sind das Secundäre. — Auch darin stimme ich mit Sanio überein, dass der Verdickungsring aus der Aussenschicht, dem Periblem Hanstein's, hervorgeht. Dies könnte als ein Widerspruch erscheinen, da ich gesagt habe, dass zwischen Urmark und Aussenschicht keine scharfe Grenze bestehe, und es hiernach fraglich erscheinen möchte, ob der Ring nicht in der Uebergangszone seinen Ursprung nähme. Allerdings existirt jene Grenze nicht, doch lässt sich in den meisten Fällen bis auf eine Zellschicht angeben, wo die beiden Gewebe beginnen, und dann auch sicher verfolgen, dass der Ring seiner Entstehung nach der Aussenschicht angehört. Vergl. besonders Fig. 3 auf Taf. XLIII und Fig. 3 auf Taf. XLV, welche zwei auf einander folgende Schnitte darstellen.

Der Name „Verdickungsring“ ist, wie schon von Anderen hervorgehoben wurde, allerdings ein schlecht gewählter sowohl in Bezug auf die Function des damit bezeichneten Gewebes, als auch deshalb, weil in vielen Fällen, so auch hier, nie ein vollständiger Ring gebildet wird. Da aber die Bezeichnung sich einmal eingebürgert hat, und Missverständnisse über ihre Bedeutung nicht mehr stattfinden können, so mag sie immerhin beibehalten werden.

Was dagegen die Annahme Sanio's anbetrifft, der Verdickungsring gehe stets aus zwei Zellreihen hervor, so ist diese in ihrer Allgemeinheit sicher nicht richtig. Unter der grossen Zahl von Präparaten, welche ich auf diesen Punkt untersucht habe, fanden

sich Fälle, in denen der Ring fast überall zwei Zelllagen breit und ziemlich scharf gegen die angrenzenden Gewebe abgesetzt war, so in Fig. 1 auf Taf. XLV. In andern Fällen dagegen, und dies waren die zahlreicheren, war es äusserst schwer oder ganz unmöglich, an den Grenzzonen der verschiedenen Gewebeformen die Herkunft mancher Einzelelemente zu bestimmen. (Vergl. die Figg. 2 und 3 auf Taf. XLV, ferner Taf. XLVI, Fig. 3 und Taf. XLVIII, Fig. 1.) — Genau dasselbe gilt von den etwas älteren Stadien. Die Umgrenzung der Procambiumbündel finde ich meist derart, dass sich von manchen Elementen sowohl auf der Mark-, wie auf der Rindenseite nicht angeben lässt, ob sie dem Procambium oder dem anliegenden Grundgewebe angehören. (Taf. XLVI, Fig. 1, p und Taf. XLVIII, Fig. 2.) Wie ich zeigen werde, stimmen die Bilder, welche sich auf Längsschnitten ergeben, hiermit völlig überein.

Eine hierhergehörende Bemerkung findet sich auch bei Nägeli<sup>1)</sup>. In der Schilderung der Entwicklungsvorgänge von *Paullinia* sagt er: „Zwischen Mark, Cambiumring und Rinde mangelt noch eine scharfe Begrenzung. Doch lässt sich die Ausdehnung dieser Gewebe meist bis auf eine Zellschicht genau angeben.“

Dass eine genaue Abgrenzung der verschiedenen Histogene unter einander nicht stattfindet, dafür sprechen auch noch andere Erscheinungen. In der Rinde der Rhipsalideen werden Stränge gebildet, welche rücksichtlich ihrer Zusammensetzung fast völlig mit den Bündeln des Normalkreises übereinstimmen. Die ersten dieser Rindenstränge entstehen schon sehr früh; die folgenden nach und nach dem Wachsthum der Flügel entsprechend. — Wenn nun eine Rindenzone, und selbst eine solche, welche in ihrer Ausbildung schon weiter vorgeschritten ist, die Fähigkeit besitzt, durch Theilung in Bündelelemente überzugehen, so kann die Annahme, dass die Zellen der Rindenscheide zu einer Zeit, in welcher die Differenzen zwischen den verschiedenen Geweben noch viel weniger ausgebildet sind, von den anliegenden Elementen des Bündelgewebes scharf abgesetzt sei, nur auf Unwahrscheinlichkeit stossen. — Dasselbe Argument gilt für die Zellen der Markscheide, da bekanntlich im Marke vieler Pflanzen früher oder später Bündel entstehen, welche sich in ihrer Zusammensetzung gar nicht, oder nur unbedeutend von den Strängen des normalen Holzkörpers unterscheiden.

1) Dickenwachsthum des Stengels und Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen. — Beiträge zur wissenschaftl. Botanik, Heft IV, pag. 24.

Russow<sup>1)</sup> hat es versucht, dem Verdickungsringe Sanio's eine von der Auffassung dieses Autors verschiedene Bedeutung beizulegen. Er betrachtet den Ring nur als innerste Rindenschicht, und lässt den primären Markstrahlen die ältere Bezeichnung „Markverbindungen“. Diese Anschauung empfiehlt sich wohl für manche Fälle; allgemein gehalten ist sie dagegen nicht richtig. Denn diejenigen Theile des Verdickungsringes, welche in zahlreichen Fällen in primäre Markstrahlen übergehen, erzeugen bei andern Pflanzen direct Holz und Bast, bei noch andern verwandeln sich die schon angelegten primären Markstrahlen durch Theilung in Cambium, aus welchem dann ebenfalls Xylem und Phloem hervorgeht. Ginge man von den ersteren über die eben genannten zu den Fällen über, in welchen die Markstrahlen während der ganzen Dauer des Stammes erhalten bleiben, so würde man der Sanio'schen Auffassungsweise den Vorzug geben müssen. Allein ist man einmal zu der Ueberzeugung gelangt, dass alle morphologischen Schemata nur relative Bedeutung haben und an den Grenzen haltlos werden, so kann man die beiden Ansichten getrost neben einander bestehen lassen.

Bevor wir die Entwicklung der Gewebe auf dem Querschnitt weiter verfolgen, soll noch der Längsschnitt eine kurze Berücksichtigung erfahren.

Zunächst ist klar, dass Median- und Lateralschnitt gänzlich verschiedene Bilder ergeben müssen. Dieser zeigt die unbegrenzt von unten nach oben wachsenden stammeigenen Bündel, jener die allmähliche Entwicklung des Blattes und die Veränderungen, welche mit seinen Strängen vor sich gehen.

Fassen wir zunächst den Medianschnitt in's Auge. Die Orientirung in dem Zellnetz, welches derselbe darbietet, ist mit Schwierigkeiten verbunden, und eine richtige Deutung der verschiedenen Partien desselben ohne voraufgehende Untersuchung der Querschnitte kaum möglich. — Es wurde schon erwähnt, dass die dritte Periblemlage meist nicht genau mehr als solche zu verfolgen ist, und in noch viel höherem Grade gilt dies von den weiter nach innen folgenden. Ungefähr 6—8 Zelllagen unter dem Gipfel (das Dermatogen mitgerechnet), lässt sich die erste Andeutung des Markes an den regelmässiger auftretenden Horizontalwänden erkennen. Plerominitia, die nach Hanstein bei vielen

1) Russow, Vergleichende Untersuchungen etc. pag. 179.

andern Pflanzen vorkommen, sind hier nicht vorhanden. — Unter dem jüngsten Blatt, das sich als Wucherung des Periblems darstellt, welche vom Dermatogen gleichmässig überzogen ist, gewahrt man im Innern einige verlängerte Elemente, bei a, welche nach den auf den Querschnitten gewonnenen Erfahrungen als erste Andeutung des Verdickungsringes aufzufassen sind. Mit den weiter unten folgenden, deutlich als Procambium erkennbaren Strängen stehen sie in keinerlei Zusammenhang. — Die Lagerung des Procambiumstranges, welcher dem schon weiter entwickelten dritten Blatt angehört, ergibt sich aus der genannten Figur, bei b. Die Stärke dieses Bündels ist sehr verschieden. Während es in dem dargestellten Falle nur kurz ist, reicht es in andern Fällen weiter hinab; in einem Falle liess es sich bis nahe über die obere Ansatzstelle des nächst unteren Blattes verfolgen. In dem auf der andern Stammseite gelegenen, in der Zeichnung nicht ausgeführten, zweiten Blatte sind die Verhältnisse ähnlich, nur reicht das zugehörige Bündel meist nicht soweit hinab, als im dritten. Das ganze Gewebe der jungen Blattanlagen ist in lebhafter Theilung begriffen. An ihren Basen, ungefähr von den Ansatzstellen der nächst unteren Blätter ausgehend, gewahrt man eine Gewebzone, welche schräg nach unten und einwärts verläuft und bis fast ans Mark reicht. Die Zellen dieser Zone sind in reger Theilung durch Wände begriffen, welche der Richtung des ganzen Stranges parallel laufen. Durch diese erhält das Ganze einen procambiumartigen Charakter und kann leicht zu Täuschungen Veranlassung geben. Diese Stränge stellen jene bogenförmig verlaufenden Zellzonen dar, welche sich auf dem Querschnitt an der Grenze von Blatt und Stamm fanden, und den zu ersterem gehörenden Theil des Verdickungsringes von den des Stammes trennten. Auf dem Querschnitt durch die zahlreichen tangential gerichteten Wände von verbreiteter Gestalt, aber mit bestimmt parenchymatischem Charakter, erscheinen sie auf dem Längsschnitt verlängert, und bieten manchmal vollständig den Anblick von Procambiumsträngen dar.

Wenn einmal angelegt, geht die Entwicklung der jungen Blätter mit ausserordentlicher Schnelligkeit vor sich (Taf. XXXI, Fig. 1). Während das erste Blatt eben als kleiner Höcker sichtbar ist, ragen das zweite und dritte schon über den Vegetationspunkt hinweg. Anfänglich sind alle Elemente des jungen Blattes ziemlich gleichgross, und in gleichmässiger Vermehrung begriffen. Dann beginnen die äussersten Elemente des freien Blatttheiles

sich stärker zu vergrössern und spärlicher zu theilen, ein Process, der allmählig von der Spitze nach der Basis fortschreitet. Im vierten Blatt treten in der Spitze schon grosse Saftzellen auf; das Bündel wächst nach oben sehr rasch, während seine Entwicklung in dem mit dem Stamm verwachsenen Theile ungleich langsamer vor sich geht. Im fünften Blatt führt das Gefässbündel schon Spiralzellen. (Taf. XLIII, Fig. 4; der Schnitt hat das Bündel nicht genau in der Mediane, sondern etwas seitwärts davon getroffen.) Ihre Bildung beginnt stets wenig über der oberen Ansatzstelle des Blattes, und schreitet von hier aus sehr rasch nach oben, höchst langsam dagegen nach unten fort. Auf die Verschiedenheit der Elemente im äusseren und inneren Blatttheile komme ich später zurück.

Bot der Medianschnitt der richtigen Deutung seiner Gewebe manche Schwierigkeit dar, so gestalten sich die Verhältnisse einfacher auf dem Lateralschnitt. In Folge des regelmässigen Verlaufs der stammeigenen Stränge von unten nach oben, und ihres unbegrenzten Wachsthum in der Stammspitze bieten die bezüglichen Präparate ein übersichtliches Bild dar. Sie eignen sich besonders zur Untersuchung des Ursprungs, der letzten Endigung des Cambialgewebes in der Stammspitze. Allerdings ist die Beurtheilung der äussersten Elemente des letztern sehr prekär, allein der Umstand, dass man vom deutlich erkennbaren Procambiumgewebe ausgehen kann, erleichtert die Unterscheidung erheblich. Auf zahlreichen, theils sehr zarten Schnitten finde ich, dass das Mark, soweit es mit einiger Sicherheit zu erkennen ist, etwa zwei Zelllagen höher hinaufreicht, als die Elemente des Verdickungsringes. Der letztere endet, wie es scheint, manchmal in einer Zelle, in andern Fällen in zweien. Während es im einen Falle unzweifelhaft ist, dass die aus der Theilung einer höchst gelegenen Mutterzelle hervorgegangenen Tochterelemente beide noch deutlich im Bereich der Breite des Ringes liegen, scheint im andern das eine der Rinde, das andere dem Ringe anzugehören. Alle die Zweifel, welche sich hinsichtlich der Herkunft eines Grenzelementes bei Betrachtung der Querschnitte erhoben, wiederholen sich auch hier. — Ebenso begegnet man später noch, wenn die Bündel schon etwas weitere Entwicklung erreicht haben, Fällen, in denen es unmöglich ist, die Zugehörigkeit der einzelnen Zelle festzustellen. In dem in Figur 4 auf Taf. XLV dargestellten Falle ist eine Grenzzelle eben durch eine junge Wand, m, in zwei Tochterelemente zerfallen,

deren inneres hyalinen Inhalt führt und sicher dem Bündelgewebe angehört, während das äussere ebenso unzweifelhaft im Bereich der Rindenzellen liegt.

Knüpfen wir hieran noch einige Bemerkungen über die Form der jungen verlängerten Zellen. Die anfänglich entstehenden sind nur relativ länger, als die angrenzenden Elemente des Urmarkes und der Rinde, indem die Theilung durch Längswände sehr rasch und zwar vor einer jedesmaligen Vergrösserung der betreffenden Zellen vor sich geht. Dann erst beginnt das Längenwachsthum des im Querschnitt sehr kleinzelligen Gewebes. Die nun folgenden Längswände haben neben vorwiegend longitudinaler, d. h. der Axe des Stammes paralleler, sehr verschiedene Richtung. Oft sind sie schräg, nur wenig von der longitudinalen abweichend, oft stärker geneigt, oft ganz schief bis zur horizontalen Querwand. Die Form der Zellen ist dementsprechend sehr verschieden. Manche sind lang, andre kurz; manche haben parallelogrammatische Form mit geraden Querwänden, andre sind einseitig zugespitzt; u. s. w. Oft unterbleibt in einem Element die Theilung längere Zeit, während das Wachsthum nicht stillsteht. In diesem Falle übertrifft es die Nachbarzellen an Grösse, während in andern Fällen durch erhöhte Theilung ein Sinken unter das gewöhnliche Grössenmaass herbeigeführt werden kann.

Kehren wir nunmehr zu unsern längstverlassenen successiven Querschnitten zurück, und untersuchen wir zunächst die Entwicklung der stammeigenen Stränge. Wie erwähnt, beginnt ihre Bildung mit zwei oder drei kleinen Zellen, welche im äussern Theile des Verdickungsringes liegen, und um welche sich rasch weitere Theilungen gruppieren. Der jugendliche Körper hat anfänglich eine rundliche oder elliptische Gestalt. Die nun folgenden Theilungen im Innern desselben sind unregelmässig, die in den äusseren peripherischen Theilen auftretenden dagegen annähernd oder genau den an das Bündel gelegten Tangenten parallel gerichtet (Taf. XLVI, Fig. 1, p). Während sich die Zahl der Elemente des nach innen gelegenen Theiles des Bündels nur mässig vermehrt, beginnt in seinem äusseren Theile ein lebhafter Theilungsprocess. Diejenigen Zellen des Bündels, welche zwischen den kleinen Elementen in seinem Innern und der Rinde liegen, theilen sich in rascher Folge. Durch diesen Vorgang nimmt der jugendliche Strang einen immer mehr verlängert ellipsoidischen Umriss an, und die kleinzellige Gruppe im Innern wird aus ihrer ursprünglichen Lage im

einen Brennpunkte der Ellipse immer mehr nach dem Mittelpunkte und später meist noch darüber hinaus gerückt (Taf. XLIV, Fig. 4, w). — Schon sehr früh beginnen zuerst eines, oder gleich zwei oder drei Elemente dieser Gruppe, ihre Wände zu verdicken, w; sie stellen den Weichbast, die Protophloemzellen Russow's, dar, während durch die lebhafteste Theilung in dem ausserhalb derselben gelegenen Theile des Bündels der echte Bast hergestellt wird, dessen Wandverdickung aber vorläufig noch nicht stattfindet. — Während der beschriebenen Vorgänge im Phloemtheile des jungen Bündels gehen die Theilungen im innern Theile ungleich langsamer vor sich. Die hier gelegenen Zellen vergrössern sich allmählig, und erscheinen deshalb bald als die grössten Elemente des jungen Stranges (Taf. XLIV, Fig. 5). Erst verhältnissmässig spät, wenn der Weichbast schon eine beträchtliche Entwicklung erlangt hat, und in Folge der regen Theilung im echten Bast nach der Mitte oder darüber hinaus verschoben ist, entsteht die erste Spiraltracheide, s, welche meist durch eine Zelllage vom Mark getrennt ist. Gleichzeitig gewahrt man zwischen dem Weichbast und der Spiralzelle eine oder einige tangential gerichtete Wände, die Anlage des echten Cambiums im Gefässbündel. — Auffallend ist besonders die sehr späte Entstehung der ersten Spiraltracheide, für die übrigens schon Sanio bei *Carpinus Betulus* einen analogen Fall beschrieben hat.

Verfolgt man die Zone der stammeignen Stränge von oben nach unten, so sieht man meistens, besonders bei kräftigen Sprossen, zwischen den erst- und ziemlich gleichzeitig angelegten Bündeln noch neue entstehen. Die ersten Elemente, welche die Bildung derselben einleiten, gewahrt man im äussern Theile des Zwischengewebes. Um diese treten rasch weitere Theilungen auf; es entstehen Weichbast, Bast und Spiraltracheiden in derselben Folge, wie bei den erstangelegten Strängen, von denen sie sich überhaupt in nichts unterscheiden. — Ferner beobachtet man hin und wieder eine Vereinigung von zwei Strängen zu einem einzigen, und endlich eine Spaltung eines Bündels in zwei Schenkel. Doch ist zu bemerken, dass der letztere Vorgang in unserm Falle stets auf den ersteren zurückzuführen ist. Da die stammeignen Stränge unbegrenzt von unten nach oben wachsen, nicht aber zugleich auch in umgekehrter Richtung, so muss das, was auf von oben nach unten geführten successiven Querschnitten als Spaltung erscheint, in dem in Wirklichkeit stattfindenden Wachsthum von der Basis



nach der Spitze hin eine Vereinigung sein. — Die eben beschriebenen Thatsachen genügen, um das am fertigen Gliede unsrer Pflanze von dem Verlauf der stammeigenen Stränge gewonnene Bild zu erklären.

Es wäre nun das Verhalten derjenigen Theile des Verdickungsringes zu betrachten, welche zwischen den in ihm entstandenen Bündeln gelegen sind. Indem sich die letzteren rasch entwickeln, werden in jenen die Theilungen immer träger, während sich ihre Zellen allmählig vergrössern. Die Ausdehnung der letzteren erfolgt anfänglich mehr in der Richtung des Radius des Stammes, sodass sie parallel demselben gestreckt erscheinen. Später dagegen dehnen sie sich auch in tangentialer Richtung aus. Sie erlangen auf diese Weise häufig die Grösse der aussen und innen angrenzenden Mark- und Rindenzellen, und die einzelnen Bündel liegen dann gänzlich isolirt. Erst wenn diese in ihrer Entwicklung bedeutend vorgeschritten sind, — ein bestimmter Zeitpunkt lässt sich nicht angeben, — beginnt in den vergrösserten Elementen des einstigen Ringes ein neuer Theilungsprocess. Es treten nämlich in den, dem Cambium der Stränge zunächst gelegenen Zellen zarte, tangential gerichtete Wände auf, ein Vorgang, der manchmal ziemlich gleichzeitig an allen Bündeln beginnt, und nach den Mitten des Zwischengewebes von beiden Seiten fortschreitend, allmählig eine ununterbrochene Theilschicht herstellt. (Vergl. Fig. 6 auf Taf. XLVIII bei c. Die Abbildung wurde nach einem Präparat von Rh. Saglionis hergestellt.) Dies ist der echte Cambiumring, der fortan allein die Vermehrung des Holzkörpers übernimmt. Je nach der Kräftigkeit der Sprosse ist aber sowohl die Zeit des Auftretens der ersten einleitenden Theilungen im Zwischengewebe, als besonders auch die Zeitdauer, welche zwischen dem Erscheinen jener und der Ausbildung zu einem continuirlichen Ganzen verfliesst, sehr verschieden. — Die ganze Entwicklung des Cambiumringes stimmt mit den von Mohl, Sanio u. A. gegebenen Darstellungen völlig überein.<sup>1)</sup>

Inzwischen beginnt auch die Verholzung des Bastes, aber, ebenso wie die Bildung des Cambiumringes, zu verhältnissmässig sehr verschiedenen Zeiten. Der Process hebt auf der Aussenseite an und schreitet in centripetaler Richtung nach innen fort. Das

1) Vergleiche auch die instructive Abbildung von *Ricinus communis* bei Sachs. Lehrbuch, III. Aufl. pag. 98.

ganze Bastbündel ist auf der Aussenseite von halbkreisförmigem Umriss, auf der Innenseite dagegen von einer schwach einwärts gebogenen oder auch geraden Linie begrenzt, und von dem Weichbast meist durch eine Zelllage getrennt, deren Wände unverdickt sind.

In einer gewissen Beziehung zur Verholzung des Bastes steht die Bildung des Libriforms im Holztheil der Bündel. Es wird niemals das letztere erzeugt, wenn nicht zuvor die Wände des ersteren verholzt sind. Die Aufeinanderfolge sämtlicher ausgebildeten Elemente des Bündels gestaltet sich also folgender Maassen. Zuerst tritt Weichbast auf, dann folgt die erste Spiralzelle im Holztheil; alsdann verholzt der Bast und nun erst bildet sich Libriform.

Nachdem wir die Entwicklung der stammeignen Stränge bis hierher verfolgt, soll auch den Bündeln der Rinde eine genauere Beachtung zu Theil werden.

Die erste Anlage des Blattspurstranges hat einen rundlichen Umriss, allein bei ihrer weiteren Entwicklung verbreitert sie sich rasch in tangentialer Richtung, und lässt bald eine Zusammensetzung aus zwei Theilen erkennen. In der Mitte besteht der Strang aus einigen kleinen Elementen, während die äusseren grösser sind, und ununterbrochen in die umgebenden parenchymatischen Zellen übergehen. Etwa im fünften Blatt bilden sich, wie schon erwähnt, die ersten Spiralzellen. Wenig über der oberen Ansatzstelle des Blattes zweigen sich von dem Hauptstrange je einer nach rechts und links ab, sodass das äusserlich-sichtbare Blatt im fertigen Zustande meist von drei Gefässbündeln durchzogen wird, einem mittleren und zwei nach den Seiten verlaufenden. Doch gilt dies nicht als strenge Regel; es kommt z. B. auch vor, dass die Bildung des einen seitlichen Bündels gänzlich unterbleibt, während in andern Fällen eine Blattseite zwei Stränge führt. — Unterhalb der Vereinigungsstelle der drei Bündel des Blattes hat der Strang eine mächtige Entwicklung. Seine elementare Zusammensetzung ist hier folgende. Die Mitte nehmen, wie erwähnt, einige kleine Spirалtracheiden ein; zu ihnen gesellen sich alsbald noch weitere mit grösserem Lumen, die aber, wie der Längsschnitt lehrt, immer noch prosenchymatisch verlängert sind. Die nun folgenden werden immer weiter, aber auch immer kürzer, bis sie schliesslich hinsichtlich der Grösse vollkommen den angrenzenden Parenchymzellen gleichen. In diesem Zustande stellen sie eigentümliche,

parenchymatisch geformte Elemente dar, deren Wände mit engen spiral- oder ringförmigen Verdickungen versehen sind. (Taf. XLIII, Figg. 8, 9, 10 und Fig. 5 bei a; in der letztgenannten Zelle treten die Wandverdickungen eben auf<sup>1)</sup>.) Diese Zellen trifft man vorläufig nur im Basaltheil des äusserlich sichtbaren Blattes, und zwar entstehen sie hier erst dann, wenn das Längenwachsthum des Blattes erloschen ist. Die genannten Elemente, welche sich übrigens nur auf den Seiten des Stranges finden, die vom Medianschnitt getroffen werden, also auf der dem Stamm zugekehrten Seite des Bündels und auf der entgegengesetzten, zeigen klar, dass das Xylem nicht immer scharf gegen das angrenzende Grundgewebe abgesetzt zu sein braucht, sondern ganz allmählig in dasselbe übergehen kann. — In der mit der eben genannten sich kreuzenden Richtung hat der Strang auf jeder Seite eine Gruppe sehr kleiner Weichbastzellen, deren Lagerung den Beweis liefert, dass der ganze Strang als ein aus zwei Bündeln zusammengesetzter zu betrachten ist. Die beschriebene Zusammensetzung gilt aber nur für eine kurze Strecke; sie reicht nur bis zur Höhe der oberen Ansatzstelle des Blattes, und ist ihrer Ausbildung nach meist schon vollendet, wenn in den Bündeln der Rinde, oder der mit dem Stamm verwachsenen Basis des Blattes die Bildung der ersten Spiraltracheiden eben beginnt.

Bei seinem Uebertritt in die Rinde trennen sich die beiden Theile des zusammengesetzten Stranges entweder sofort vollständig, oder sie bleiben mit ihren Holztheilen noch auf kürzere oder längere Strecke vereinigt, um sich später aber doch zu trennen. In den jüngsten Internodien stellen sich die nach unten wachsenden Verlängerungen des Blattbündels als zarte hyaline Stränge kleinzelligen Gewebes dar, welche hinsichtlich ihrer Stärke den stamm-eigenen Strängen beträchtlich nachstehen (Taf. XLVI, Fig. 1, b,b). In dem dargestellten Falle führt die eine Stammseite nur einen etwas verbreiterten Strang, während auf der andern Seite schon zwei Bündel deutlich erkennbar sind. Gleich bei ihrem Eintritt in den Stamm beschreiben sie meist einen stärker stammeinwärts gekrümmten Bogen, Taf. XLIII, Fig. 4, und wachsen dann in schwach nach innen geneigter Richtung in der Rinde hinab. Etwa auf der Höhe des nächstunteren Blattes nähern sie sich dem Holz-

1) In Bezug auf analoge Verhältnisse verweise ich auf Frank's Darstellung des Blattbaues von *Taxus* und *Quercus*. Vergl. Botan. Zeitung 1864, pag. 167 u. 399; Figg. 17 u. 18 auf Taf. V, Figg. 21 u. 22 auf Taf. IV.

körper und treten dann erst ganz allmählig in denselben ein. — Schon früh zweigen sich von ihnen weitere Bündel ab. Die ersten derselben bilden sich gleich unter der Eintrittsstelle der Stränge und verlaufen durch den äussern Theil der Flügel; sie sind manchmal an ihrer grösseren Stärke auch in späteren Alterszuständen noch erkennbar. Diese wie die Hauptstränge geben noch weitere Bündel ab, die sich alsbald wieder verzweigen. Auf diese Weise entsteht das Bündelnetz, welches die Flügel unsrer Pflanze im fertigen Zustande erfüllt. Die ganze Zone, in welcher die Bündel entstehen, hat einen eigenthümlichen Charakter. Sie besteht aus zwei oder drei radial geordneten Reihen von Zellen, welche in lebhafter Theilung durch tangential gerichtete Wände begriffen sind; keine Intercellularräume führen, und einen hellen protoplasma-reichen Inhalt besitzen. Später, wenn sämtliche Bündel angelegt sind, verlieren sich diese Eigenschaften. — In fast allen Fällen erkennt man aber später noch die eigentlichen Blattspurstränge an ihrer erheblicheren Stärke, und an ihrem leicht zu verfolgenden Verlauf; seltner haben die nachträglich gebildeten Bündel völlig gleichen Umfang mit den erstangelegten. — Anfänglich geht die Neubildung von Bündeln nur von oben nach unten vor sich; ob dies aber auch dann noch geschieht, wenn schon eine grössere Zahl von Strängen vorhanden ist, vermag ich nicht zu sagen. Mit Sicherheit habe ich beobachtet, dass die Bildung der Spiralzellen in jungen Strängen von schon vorhandenen aus von unten nach oben vor sich gehen kann. Es wäre wohl möglich, dass manche der letztentstehenden Stränge von unten nach oben wüchsen, bis sie, auf höher gelegene stossend, sich mit diesen vereinigten; doch habe ich diesen Gegenstand nicht genauer verfolgt. Schleiden, der nach seiner Abbildung offenbar die Entstehung der secundären Stränge von *Opuntia monacantha* verfolgt hat, giebt an, ihre Entwicklung gehe von unten nach oben vor sich.

Schon gleich nach seiner Anlage werden unter dem jungen auf der Blattbasis gelegenen Achselspross ebenfalls Bündel gebildet. Anfänglich gewahrt man nur einen zarten Strang verlängerter Zellen, der fast in horizontaler Richtung nach dem Holzkörper verläuft, dann seinen Lauf nach unten und einwärts richtet, und meist schon auf halber Höhe des zugehörigen Internodiums in den Holzkörper tritt. Doch gilt dies nicht als strenge Regel. Es kann das Bündel vielmehr auch weiter nach unten verlaufen, und sich mit einem der aus dem Blatt stammenden Rindenstränge vereinigen. —

Zu dem ersten gesellen sich bald noch weitere Bündel, die aber in ihrem Verhalten noch grössere Unregelmässigkeit zeigen, als das erste. Eines oder einige dieser später entstandenen legen sich entweder selbst an die von oben kommenden Spurstränge oder setzen sich durch kleine Bündel mit ihnen in Verbindung.

Es erübrigt nun noch, einen Blick auf die Ausbildung der Rindenbündel zu werfen. Die Zeitdifferenz, welche zwischen dem Auftreten der ersten Protophloemzellen und der ersten Spiraltracheiden vorhanden ist, findet hier nicht statt. Die letzteren entstehen in den Rindenbündeln vielmehr vor den Weichbastzellen. Die ersten Spiralzellen haben ein enges Lumen und meist beträchtliche Länge; alle fassen mit schiefen Querwänden übereinander (Taf. XLIII, Fig. 12). Anfänglich sind die spiraligen Verdickungen dicht übereinander gelegen; später, wenn die Internodien sich strecken, dehnen sie sich immer mehr aus, und erscheinen schliesslich weit abgerollt. Die nachträglich, zu einer Zeit, in welcher das Längenwachsthum der Sprosse geringer geworden ist, und besonders in den horizontalen oder geneigten Ueberbrückungen entstehenden haben ein weiteres Lumen und sind kürzer. An den Vereinigungsstellen der Bündel begegnet man hin und wieder auch jenen parenchymatischen Elementen mit spiral- und ringförmiger Wandverdickung, welche oben bei Besprechung des Stranges in der Blattbasis beschrieben wurden. — Der Weichbasttheil ist in den Rindenbündeln der Anlage nach erheblich kleiner, als in den stammeignen Strängen. Je nach dem mit verschiedener Intensität stattfindenden Längenwachsthum sind auch seine Elemente sehr ungleich lang. Fig. 7 auf Taf. XLIII zeigt den Uebergang der kurzen, weiten Protophloemzellen in längere englichtigere bei der Vereinigung eines schräg verlaufenden mit einem senkrecht gerichteten Bündel. — Der echte Bast erfährt bei den Rindenbündeln unsrer Pflanze eine kräftige Entwicklung; doch sind seine Elemente von den der stammeignen Stränge meist durch etwas geringere Grösse unterschieden. — Libriform wird, wie schon früher erwähnt wurde, im Holztheil nicht gebildet.

Der hauptsächlichste Unterschied zwischen der Entwicklung der stammeignen und der Rindenbündel besteht also darin, dass in jenen die Weichbastzellen ungleich früher angelegt werden, als die Spiralzellen, während in diesen der Unterschied in der Zeit der Anlage zu Gunsten der Spiralzellen ausfällt. Zu einer Zeit, wo die Bildung der letzteren schon so weit nach abwärts fort-

geschritten ist, dass man sie schon in den unteren Enden derselben, da wo sie in den Holzkörper eintreten, gewahrt, finden sich in den stammeignen Strängen noch keine, trotzdem diese hinsichtlich ihrer Grösse und der Zahl der Weichbastzellen erheblich stärker ausgebildet sind, als jene. Daher kommt es, dass in einer gewissen Höhe auf dem Querschnitt des Stammes sämtliche Bündel des Normalkreises noch ohne Spiralzellen sind, während sich diese schon in den stärkeren Rindensträngen vorfinden; dass ferner später die kleineren Bündel an den Enden des Ovals zuerst Spiraltracheiden führen, und dass, wenn solche inzwischen auch in den stammeignen Strängen aufgetreten sind, die in den kleineren Endbündeln, den gemeinsamen, doch ein weiteres Lumen haben, als jene.

Der Eintritt der Rindenbündel in den Holzkörper geschieht nie plötzlich, sondern meist ganz allmählig. Vor dem Eintritt vereinigen sich gewöhnlich mit den ursprünglichen Hauptsträngen die kleineren auswärts, und meist auch die einwärts derselben gelegenen Bündel. In der Regel tritt nun von den beiden einander gegenüberliegenden Bündeln auf jede Seite des Ovals einer; manchmal hängen beide mit ihren Holztheilen noch zusammen, in andern Fällen sind sie schon getrennt, oder trennen sich erst beim Eintritt. Es kommt auch vor, dass sich die Rindenstränge vor ihrem Eintritt nicht vereinigen; in diesem Falle können auf jede Seite des Ovals zwei Stränge treten, oder auf die eine Seite zwei und auf die andere nur einer, u. dgl. m. — Nach ihrem Uebertritt in den Holzkörper verlaufen sie zunächst meistens senkrecht nach abwärts. Dadurch, dass sie eine kleine Drehung beschreiben, in Folge deren die Basttheile einander mehr zugekehrt werden, geben sie dem Oval im Internodium ein geschlossenes Ansehen. Beim Eintritt neuer Stränge machen sie dagegen eine der früheren entgegengesetzte Drehung und öffnen dadurch den Holzkörper. Den neu eintretenden Bündeln weichen sie meistens aus, indem sie sich entweder sofort mit tiefer einwärts gelegenen Strängen vereinigen, oder erst noch auf längere Strecke hinablaufen, um dann erst mit jenen zu verschmelzen. Es kommt aber auch vor, dass eines der neu eintretenden Bündel sich sofort mit dem nächstliegenden, vom oberen Blatt herrührenden Strange vereinigt. In dieser Beziehung herrscht eine grosse Mannigfaltigkeit, und die Einzelheiten, welche hier vorkommen, zu beschreiben, würde Seiten erfordern. Die am meisten nach innen gelegenen gemeinsamen Stränge treten auch

mit den stammeignen in Verbindung; doch kommt es vor, dass beide auf weite Strecke neben einander verlaufen, ohne Vereinigungen einzugehen. — Auf Querschnitten durch jugendliche Alterszustände erkennt man die gemeinsamen Stränge meist immer an ihrem geringeren Umfang. Später dagegen erhalten sie durch die Verschmelzung mehrerer eine beträchtlichere Grösse, und da ausserdem, sobald sie in den Holzkörper getreten sind, in ihnen die Libriformbildung beginnt, so ist in vielen Fällen auf dem Querschnitt des fertigen Stammes ein Unterschied zwischen stammeignen und gemeinsamen Strängen im Holzkörper nicht zu erkennen.

Diejenigen Bündel, welche unter dem Achselspross ihren Ursprung nehmen, bleiben klein, so lange derselbe im Ruhezustande beharrt. Geht er aber in Entwicklung über, so wachsen sie rasch und bilden einen eignen kleinen Holzkörper, Verhältnisse, die sich übrigens bei den grösseren *Rhipsalis*-Arten leichter untersuchen lassen. Die Elemente, welche die secundären Theile des Xylems dieser Bündel zusammensetzen, sind sehr mannigfaltig. Die innersten sind Tracheiden, deren Wände mit Reihen von behöftten Tüpfeln besetzt sind; daran schliessen sich kürzere tonnenförmige mit treppenartiger Wandverdickung und diese gehen allmählig über in Zellen von völlig parenchymatischer Form mit einem ähnlichen Bau der Wand (Taf. XLIII, Fig. 11, nach einer Zelle von *Rh. Swartziana* entworfen).

Da der Entwicklung des Markes schon früher gedacht wurde, so bleibt uns nur noch übrig, die Ausbildung der Rinde zu verfolgen. Anfänglich überall in gleichartiger Vermehrung, hört die Theilung, zumal durch tangentielle Wände, in den innersten, an den Bündelring grenzenden Zellen auf. Die betreffenden Elemente vergrössern sich und zwischen ihnen entstehen Intercellularräume, ein Process, der sich allmählig nach aussen fortpflanzt, in der zweiten oder dritten Schicht unter dem Hypoderma am längsten anhält und hier endlich erlischt. Das Hypoderma dagegen verhält sich ähnlich, wie die Epidermis, und hört schon früh auf, sich durch Tangentialwände zu theilen; doch treten vereinzelte derartige Wände auch noch in späteren Zuständen auf. — Hiervon abgesehen ist die Entwicklung der Rinde eine centrifugale, was sich sowohl bei *Lepismium radicans*, wie bei allen *Rhipsalideen* leicht verfolgen lässt (Taf. XLVI, Fig. 1; Taf. XLVII, Fig. 1, Taf. XLVIII, Fig. 4 u. s. w.). Die beschriebenen Fälle lehren, dass es keines-

wegs, wie Nägeli<sup>1)</sup> annimmt, allgemeine Regel ist, dass die Rinde centripetale Ausbildung erfährt, sondern dass auch der umgekehrte Entwicklungsgang stattfinden kann.

Ich glaube, dass im Vorstehenden ein ziemlich getreues Bild des Baues und der Entwicklungsvorgänge unserer Pflanze enthalten ist. — Was besonders das Interesse in Anspruch nimmt, ist die verschiedenartige Entstehungsweise der stammeignen und der gemeinsamen Stränge. Wie mehrerwähnt wachsen jene unbegrenzt nach oben, diese von der Basis des Blattes aus sehr rasch in demselben hinauf, langsamer dagegen in der Rinde hinab. In der Stammspitze finden sich demnach zweierlei Wachstumsmoden, ein auf- und ein abwärts gerichteter. — Diese eigenthümlichen Wachstumsverhältnisse stehen offenbar mit der abweichenden morphologischen Form des Stammes in Zusammenhang. Ist die Descendenztheorie richtig, und bestätigt sich ferner der oben ausgeführte Entwicklungsgang der Arten unserer Gruppe, so stammen *Lepismium radicans* und alle Arten mit ähnlich gebauten Sprossen von Pflanzen ab, die aller Wahrscheinlichkeit nach im Bau dem allgemeinen Dicotyledonentypus folgten, bei welchem die primären Blattspurstränge die stärksten Bündel darstellen und in ihrem Verlaufen, ihrem Theilen und Vereinigen ein annähernd bestimmtes geometrisches Verhältniss zeigen. Es würde in müssige Speculation ausarten, wollte ich es versuchen, einen möglicher Weise stattgehabten Vorgang auszumalen, nach welchem die allmälige Veränderung des anatomischen Baues einer solchen Pflanze in den der unsrigen erfolgt wäre. Eines aber lässt sich mit ziemlicher Gewissheit schliessen. Wie früher schon bemerkt, halte ich es für möglich oder gar wahrscheinlich, dass die alaten Formen der Rhipsalideen auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl entstanden sind. Ist diese Anschauung richtig, so folgt aus den beschriebenen Verhältnissen, dass selbst die wichtigsten vererbten morphologischen Eigenthümlichkeiten, wie der sonst so regelmässige Verlauf der Blattspurstränge, aufgegeben werden, wenn Nützlichkeitsrücksichten an der Pflanze es erfordern. In solchen Fällen ist die anatomische Structur eines Organs nur das Abbild seiner physiologischen Functionen, und es erklärt sich von diesem Gesichtspunkte aus der Bau der hier besprochenen Sprossformen verhältnissmässig einfach.

---

1) Nägeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft IV, pag. 36.



Die bei der Untersuchung von *Lepismium radicans* gewonnenen Anschauungen lassen sich fast unverändert auf alle Arten mit blattartigen Gliedern ausdehnen. Ich will gleich hinzufügen dass dasselbe für eine Anzahl von *Phyllocactus*-Arten gilt, über die ich vielleicht eine eingehendere Untersuchung nachfolgen lasse. — Von *Rhipsalis Swartziana* und *Rh. carnos*a stand mir leider kein junges Material zur Verfügung, was in Bezug auf letztere Pflanze um so mehr zu bedauern war, als sie die einzige ist, welche auf den blattlosen Seiten des Stammes Rindenbündel führt. — Die meist geringen Abweichungen dagegen, welche die Sprosse von *Rh. crispata* und *Rh. rhombea* darbieten, sollen noch eine kurze Besprechung finden.

### *Rhipsalis crispata* und *Rh. rhombea*.

Beide Pflanzen zeichnen sich zunächst durch einen eigenthümlichen, und sonst in unserm Genus, ausser vielleicht bei der mir unbekannten *Rh. ramulosa*, nicht wiederkehrenden Bau des Vegetationspunktes aus. Sie haben nämlich eine quer über den sehr verbreiterten Gipfel verlaufende Furche (Taf. XLVIII, Fig. 3); die jedesmal von dem jüngsten Blatt bis zum gegenüberliegenden zweitjüngsten reicht. In dieser Furche ist, wie ich mich auf Flächen- und auf Längsschnitten wiederholt zu überzeugen Gelegenheit hatte, eine Scheitelzelle nicht vorhanden. Das erste Auftreten des Verdickungsringes unter den Blättern zu verfolgen, ist mir hier nicht gelungen. Dagegen wurden die mit den Blättern alternirenden Streifen desselben, in welchen die stammeignen Stränge entstehen, mehrfach beobachtet (Taf. XLVIII, Fig. 1). Diejenigen Theile des Ringes, welche den Blättern gehören, waren stets schon von den Seiten getrennt, und hatten, dem starken Breitenwachsthum des Stammes entsprechend, eine geneigte Lage. Das Mark ist im queren Durchmesser anfangs nur sehr wenigzellig, mehr als doppelt so gross in Richtung des Medianschnittes. Der Verdickungsring ist bei beiden Pflanzen grosszelliger, als bei *Lepismium radicans*; eine scharfe Grenze zwischen ihm und dem angrenzenden Gewebe zu ziehen ist hier ebenso wenig möglich wie dort. Die stammeignen Bündel entstehen in analoger Weise, wie bei jener Pflanze. Die Theilungen, welche die Entwicklung derselben einleiten, gruppiren sich auch hier um eine oder zwei bestimmte Zellen;

doch ist die Gestalt des jungen Bündels hier eine ziemlich runde (Taf. XLVIII, Fig. 2), während sie dort meist elliptisch war.

Die erste Weichbastzelle verdickt ihre Wand schon sehr früh, und ebenso bemerkt man schon in den jüngsten Stadien zwischen den Zellen des Markes und der Rinde kleine Intercellularräume. Die aus dem Blatt kommenden ersten Stränge entwickeln sich rascher; man findet sie daher schon an den Enden des Ovals zu einer Zeit, in welcher sie bei *Lepismium radicans* noch nicht so weit gelangt sind. In Fig. 2 auf Taf. XLVIII stammen die zwei kleinen Stränge rechts oben und das eine auf der linken Seite gelegene aus dem einen Blatt; die auf der gegenüber liegenden Seite befindlichen hatten noch eine zu schräge Lage und konnten deshalb nicht gezeichnet werden. — In den Rindenflügeln wird, entsprechend der grössern Ausdehnung derselben, eine viel höhere Zahl von Bündeln erzeugt, als bei jener Pflanze. Die aus dem Blatt in die Rinde übertretenden Bündel verzweigen sich hier sofort; ein Theil der Stränge vereinigt sich mit den untern der dem Achselspross angehörenden Bündel, eine Gruppe, welche in geneigter Richtung gegen den Holzkörper verlaufend, etwas über oder auf gleicher Höhe des nächst unteren Blattes in denselben eintritt. Die sich von den Blattbündeln im äussern Theile der Rinde abzweigenden Stränge bilden hier ein dichtes Netz, das über dem nächsten Blatt meist in mehreren, etwas stärkeren Strängen endigt, die sich entweder allein, oder in Gemeinschaft mit den Bündeln des zum unteren Blatt gehörenden Achselsprosses in den Holzkörper eintreten. Oft, und dies ist wohl der häufigere Fall, geschieht beides, indem die höher gelegenen Bündel für sich eintreten, während die unteren sich mit den des Achselsprosses vereinigen. Es kommt auch nicht selten vor, dass kleinere Rindenstränge sich mitten im Internodium in den Holzkörper begeben.

Das eben Gesagte gilt zunächst nur für die kurzen Sprosse dieser Pflanzen. — Die Entwicklung der langen Glieder ist aber im Wesentlichen gleich, nur erreicht das Mark meist grössere Dimensionen, und ebenso die Rinde in Richtung des Lateralschnittes. Wie früher erwähnt, ist auch die Zahl der stammeignen Stränge in den langen Sprossen meistens erheblicher, als in den kurzen blattartigen Gliedern. Die weiteren Verhältnisse, die Entwicklung der Bündel, die Bildung von Bast- und Holztheil, des Cambiumringes, stimmen mit den bei *Lepismium radicans* beobachteten überein.

*Rhipsalis Saglionis.*

Alles im Nachfolgenden Gesagte bezieht sich auf die rasch wachsenden langen Sprosse dieser Pflanze, welche sich der Untersuchung als die geeignetsten Objecte darbieten.

Wegen der Form der Sprosse und der damit in Verbindung stehenden complicirteren Blattstellung sind die Verhältnisse hier wesentlich verschieden von den der vorhin beschriebenen Pflanzen. Der wichtigste Unterschied macht sich zunächst darin geltend, dass die Blattspurstränge nach ihrem Eintritt in die Rinde hier nur einen kurzen Schrägverlauf beschreiben, und dann sofort in den Holzkörper treten. Mit ihnen vereinigen sich die Bündel des Achselsprosses (Taf. XLI, Fig. 6). Diejenigen Stränge, welche in der Rinde hinab durch das Internodium verlaufen, sind secundäre Bündel, welche sich von dem primären Blattspurstrange abgezweigt haben. Die Zahl der Rindenstränge ist hier eine bedeutend geringere; meist finden sich unter jedem Blatt zwei, drei oder nur einer, seltner vier.

Nach diesen nothwendiger Weise vor auszuschickenden Bemerkungen über den fertigen Bau gehe ich zur Entwicklungsgeschichte über.

Die den Scheitel der Sprosse einnehmende Zellgruppe wurde mehrfach beobachtet. Fig. 2 auf Taf. XLVI giebt ein möglichst getreues Bild derselben. Auch hier sind die innersten Zellen etwas grösser, als die mehr nach aussen gelegenen. Die Theilung geht in allen Zellen sehr lebhaft vor sich. Bestimmte Richtungen der neu auftretenden Wände sind nicht zu erkennen; überhaupt gelang es mir nicht, in der Lagerung der Zellen des Vegetationspunktes Beziehungen zu den an verschiedenen Orten desselben stattfindenden Neubildungen wahrzunehmen.

Die Untersuchung der Differenzirung der innern Gewebe des Vegetationspunktes kämpft mit grossen Schwierigkeiten. Zwischen dem in Fig. 2 auf Taf. XLIV dargestellten Zustande und dem, in welchem schon ein Ring mit kleinen Bündeln vorhanden ist, konnte ich Zwischenstadien nicht erhalten. Die Entwicklung geht hier mit ungemeiner Schnelligkeit vor sich. Vor dem ersten Auftreten des Ringes findet auch hier eine Sonderung des Urmeristems in ein inneres grosszelliges und ein äusseres mit kleineren Elementen statt. Aus der Aussenschicht entstehen durch lebhafte Theilung

die Blatthöcker, deren einer in der genannten Figur abgebildet ist. Das ganze Gewebe der peripherischen Zone ist in reger Theilung besonders durch Tangentialwände begriffen. Eine scharfe Grenze zwischen ihr und dem Innengewebe anzugeben, ist auch hier nicht möglich. Mehrfach wurden Zustände beobachtet, wo die Zellen der Aussenschicht von aussen nach innen an Grösse abnehmen; in andern Fällen war dies nicht zu erkennen. Die Mächtigkeit der letzteren beträgt an den mit den Blattanlagen alternirenden Stellen mit Einschluss des Dermatogens etwa fünf Zelllagen; die des Markes im ganzen Durchmesser etwa sieben bis acht. — Der nun folgende Zustand führt schon kleine, wenigzellige Bündelanlagen, welche durch einen Ring von meist zwei Zelllagen Dicke verbunden sind. Was von beiden das Primäre ist, der Ring oder die Bündel, habe ich bei dieser Pflanze nicht entscheiden können. Sicher ist, dass die ersten Bündel unter den jüngsten Blättern entstehen. Sie entwickeln sich meistens von vornherein am stärksten und verhalten sich insofern anders, als die Stränge der Blätter von *Lepismium radicans*. Die stammeigenen Bündel, welche dort den Hauptbestandtheil des Holzkörpers ausmachen, treten hier in den Hintergrund; sie sind secundär und entstehen zwischen den primären in die Blätter ausbiegenden Strängen. — Alle diese Verhältnisse zeigen, dass ein Analogieschluss von den frühesten Zuständen in der Entwicklung jener Pflanze auf die von *Rh. Saglionis* nicht gestattet ist.

Die weitere Entwicklung der verschiedenen Gewebepartieen ist nun im Wesentlichen dieselbe, welche dort beobachtet wurde, und braucht desshalb nicht eingehender besprochen zu werden. Auch hier entstehen die Weichbastzellen erheblich früher, als die Spiralzellen im Holztheil. In Fig. 13 auf Taf. XLII ist das Gewebe junger Bündel dargestellt. Dasselbe ist nie ganz gleichartig, sondern besteht immer aus grösseren und kleineren Elementen, welche regellos neben einander gelagert sind. Ein völlig homogenes jugendliches Gewebe, wie man es oft abgebildet findet, habe ich bei den von mir untersuchten Pflanzen nie beobachtet. — Die Entstehung des Bastes geht in derselben Weise vor sich, wie bei *Lepismium radicans*. Dasselbe gilt für das Auftreten des Cambiumringes. In Fig. 6 auf Taf. XLVIII treten oben in den grosszelligen Elementen des zwischen den Bündeln gelegenen Gewebes die ersten zarten tangential gerichteten Wände auf, welche die Cambialzonen der Bündel mit einander verbinden, und dadurch

einen ununterbrochenen Ring herstellen. — Auch Mark und Rinde befolgen denselben Entwicklungsgang, welchen wir bei den früher genannten Pflanzen fanden.

Genauere Beachtung verdienen noch die Rindenstränge. Wie schon bemerkt wurde, zweigen sich dieselben von dem Blattspurstrang nicht weit unter seinem Eintritt in die Rinde ab, und wachsen von da aus nach unten. Oft kann man beobachten, dass solch ein Bündel mit seinen ersten Theilungen in einer Rinden- zelle endigt (Taf. XLII, Fig. 12, wo erst zwei Wände aufgetreten sind). In andern Fällen geschehen die ersten Theilungen gleich in zwei oder drei Zellen. Die ersten Elemente des jungen Bündels theilen sich nun rasch weiter (Taf. XLII, Fig. 10 und 11); neue Rindenzellen werden in den Process hineingezogen, bis der junge Strang einen beträchtlicheren Umfang erreicht hat. Dann beginnt die Bildung der Spiral- und Protophloemzellen. Hierbei beobachtet man nicht selten Fälle, in welchen die erste Spiraltracheide genau in der Mitte des Bündels liegt (Taf. XLII, Fig. 9). Dies ist ein Zeichen, dass etwas tiefer eine Trennung des Bündels in zwei Schenkel vor sich gehen wird. Das Bild fällt weniger auf, wenn der Strang schon eine etwas mehr verbreiterte Gestalt hat, oder wenn schon auf zwei gegenüberliegenden Seiten desselben Weich- bastzellen vorhanden sind.

Zur allgemeinen Orientirung über die Anordnung der Gewebe im jugendlichen Stamm von *Rh. Saglionis* mag Fig. 1 auf Taf. XLVII dienen, deren zugehöriges Präparat einer kräftigen Sprossspitze entnommen ist. — Da, wo die äusseren Blattspuren am Stamm am weitesten vorspringen, sind die Rindenbündel in ihrem oberen Theile, dem am weitesten entwickelten, getroffen; an den Stellen dagegen, wo die Blattspuren äusserlich nur wenig oder gar nicht sichtbar sind, findet man die Rindenbündel in einem jugendlicheren Zustande, d. i. in ihrem nach unten wachsenden jüngeren Theile durchschnitten. Hinsichtlich der Zahl der jedesmal zusammen- liegenden Rindenstränge lässt sich keine Regelmässigkeit erkennen. Zwei derselben d.ß, stellen schon zwei Stränge dar, welche aber noch mit ihren Holztheilen zusammenhängen; alle übrigen liegen einzeln. Auch der Entwicklungsgang der Rinde folgt aus unsrer Figur. Sie hat eine Mächtigkeit von etwa 8—10 Zelllagen, deren innerste schon Elemente mit grösserem Lumen und spärlicheren Theilungen führen. Das Mark ist bereits weiter entwickelt, und seiner Anlage nach ziemlich fertig; es hat auf dem Querdurchmesser

etwa 10—11 Zellen. — Die jungen Stränge des Holzkörpers sind von verschiedener Stärke und verschiedener Ausbildung hinsichtlich der sie zusammensetzenden Elemente. Die direkt von den Blättern kommenden führen sämtlich Spiraltracheiden, gleichviel ob sie einen grösseren oder geringeren Umfang besitzen. Dies hängt mit der Thatsache zusammen, dass die Bildung der Spiraltracheiden in dem Blattspurstrange etwas tiefer, als in der Basis des äusserlich sichtbaren Blattes beginnt, und sich von da an rasch im Stamm ab-, im Blatt aufwärts fortsetzt. Rücksichtlich des Orts der zuerst sichtbaren Spiralzellen eines jungen Stranges weicht also *Rh. Saglionis* etwas ab von *Lepismium radicans*. Dort entstehen die ersten derselben am Grunde der vorragenden Blattschuppe, hier etwas tiefer, etwa auf der Höhe des jungen Achselsprosses.

Sind die Blattspurstränge in Bezug auf ausgebildete Elemente die am weitesten vorgeschrittenen, so gilt dies jedoch keineswegs von der Grösse der Bündel überhaupt; es herrschen hierin vielmehr die grössten Verschiedenheiten. Man sieht häufig grosse, schon weit entwickelte Stränge, welche eine grössere Anzahl von Weichbastzellen, aber noch keine Spiraltracheiden führen, während die eben aus der Rinde eintretenden, manchmal erheblich kleineren, schon beiderlei Elemente besitzen.

Im Anschluss an das eben Gesagte will ich gleich die für alle Formen mit runden Sprossen geltende Bemerkung hinzufügen, dass es mir trotz aller auf diesen Gegenstand verwandten Mühe nicht gelungen ist, eine bestimmte Beziehung zwischen Blattstellung und Gefässbündelverlauf aufzufinden. Einmal ist, wie früher erwähnt, die Blattstellung zuweilen völlig unbestimmbar. Die Methode der Beobachtung successiver Querschnitte wird durch die schon gleich unterhalb des Vegetationspunktes eintretende Longitudinalverschiebung bedeutend erschwert, und führte bei mir nicht zum Ziele. Bei Halbierung der Stammspitze mit nachherigem Erwärmen in Kali kommt ausser dem letzterwähnten Umstande noch die Thatsache in Betracht, dass der Durchmesser des Holzkörpers im Vergleich zu dem des ganzen Stammes nur klein ist, und die Stammhälfte desshalb kein übersichtliches Bild des Verlaufs der einzelnen Stränge darbietet. — Im Ganzen glaube ich aus meinen Untersuchungen schliessen zu dürfen, dass eine gewisser Maassen geometrische Anordnung der Blattspurstränge nicht vorhanden ist, sondern ihr Verlauf, ihre Theilung und Vereinigung in unregelmässiger Weise vor sich geht. Da es aber möglich wäre, dass

die Untersuchung glücklich gewählter schwächerer Exemplare mit einfacher Blattstellung das Räthsel lösen könnte, so will ich die Frage vorläufig offen lassen und weiterer Beobachtung vorbehalten. — Von zahlreichen Einzelheiten, welche die Untersuchung ergab, sei nur die erwähnt, dass Fälle vorkommen, in denen sich ein von oben kommender Blattspurstrang an den des nächsten senkrecht unter ihm stehenden Blattes legt, und somit eine Ausnahme von der durch Nägeli aufgestellten allgemeinen Regel bildet. In anderen, und zwar den zahlreicheren Fällen weichen sich die Stränge der unter einander stehenden Blätter seitlich aus.

In Bezug auf das Bündel im Blatt von *Rh. Saglionis* ist noch zu bemerken, dass es nur auf kurze Strecke in demselben hinaufreicht, oder auch schon ganz dicht über oder an der Blattbasis endet.

Dem Vorstehenden will ich noch einige Bemerkungen über den Verlauf der Bündel in den kurzen Sprossen beifügen. Die übersichtlichsten Bilder erhält man, wenn man aus Gliedern mit alternirender  $\frac{1}{2}$  Stellung eine mässig dicke Mittellamelle schneidet und in Kali erwärmt. Fig. 5 auf Taf. XLI stellt ein so gewonnenes Bild dar, das keiner weiteren Erläuterung bedarf. Dasselbe Schema hat, was ich gleich hinzufügen will, auch Gültigkeit für den Verlauf der Bündel in den kurzen Gliedern von *Rh. mesembryanthoides*. — Ueber das Verhalten der Stränge des normalen Holzkörpers lässt sich durch Halbiren der Stammspitze und Erwärmen derselben in Kali wegen des dichten Zusammenliegens der Bündel keine Klarheit gewinnen; man ist hier allein auf successive Querschnitte angewiesen. Diese stellen aber den Verlauf der Bündel als sehr unregelmässig und ungleichartig in verschiedenen Sprossen dar. So kommt es z. B. vor, dass man bei einer bestimmten Blattstellung auf einer Höhe des Gliedes 5 Stränge findet, etwas tiefer aber nur vier oder drei, oder auch gar sechs, ohne dass sich aber hierin irgend welche Gesetzmässigkeit erkennen liesse, oder dass die Glieder sich auch nur annähernd gleich darin verhielten. Dabei ist der Umfang der einzelnen Bündel ebenso verschieden. In einem Falle folgen grössere regelmässig auf kleinere; im andern sind ein, zwei oder drei auf einer Seite liegende Bündel bedeutend grösser, als die der andern, u. dgl. m. Alle diese Thatsachen führen zu der bestimmten Annahme, dass im Verlauf dieser Stränge keinerlei Gesetzmässigkeit besteht, eine Annahme, welche die früher ausgesprochene Vermuthung, dass dasselbe für die Blattspurstränge der langen Sprosse gelte, nur unterstützen kann.

Auf einen Gegenstand will ich hier noch besonders aufmerksam machen. Bei der Untersuchung der Stammspitzen aller rundgliedrigen Species von *Rhipsalis* trifft man sehr häufig solche, welche eben ihr Spitzenwachsthum eingestellt haben, und in Hinsicht auf Entwicklung der Gewebe leicht zu Täuschungen Veranlassung geben können. Gelingt es, den Scheitel von oben zu Gesicht zu bekommen, so erkennt man sofort, dass das Wachsthum abgeschlossen ist; geht der Scheitel aber verloren, so sieht man auf den zunächst folgenden Querschnitten sehr kleine Procambiumstränge, welche in die Blattanlagen ausbiegen, und erst tiefer unten durch einen Ring kleinzelligen Gewebes vereinigt werden. Solche Bilder können sehr leicht Veranlassung geben, die Bündel als das primär, den Ring als das secundär Entstandene aufzufassen. Doch wird man vor solcher Täuschung bewahrt sowohl dadurch, dass die jungen Bündel meist immer schon je eine Weichbastzelle führen, als auch durch den Umstand, dass die jüngsten Blattanlagen, weil sie nicht mehr durch das Wachsthum des Vegetationspunktes nach aussen gedrängt werden, dichter beisammen liegen, und desshalb auch ihre Bündel einen kleineren Kreis bilden, der sich dann aber weiter unten plötzlich stark erweitert. Die Beachtung dieser Punkte, so wie auch des meistens schon derber gewordenen Gewebes, bewahren vor falscher Deutung. Der wahre Sachverhalt in der im Wachsthum begriffenen Stammspitze ist im Obigen dargelegt worden; das häufige Vorkommen von Sprossen mit eben erloschenem Spitzenwachsthum liess aber die zuletzt gemachte Bemerkung nothwendig erscheinen.

### *Rhipsalis pendula.*

Unter dem in Kew-Garden erhaltenen Material, das in Alkohol aufbewahrt worden, fand sich nur ein langer Spross, dessen Spitze im Wachsthum begriffen war. Die an dieser beobachteten Verhältnisse glaube ich nicht mit Stillschweigen übergehen zu sollen.

Auch hier wurde die Scheitelzellgruppe frei gelegt (Taf. XLIV, Fig. 3). Den Mittelpunkt derselben bildet die etwas nach rechts gelegene Zellgruppe, bei a, die man hier ebenfalls als Initialen bezeichnen kann. Das ganze Gewebe der Oberfläche ist in sehr lebhafter Theilung begriffen. Bestimmte Beziehungen hinsichtlich der Richtung der neu auftretenden Wände zu den am Vegetationspunkte erzeugten Neubildungen lassen sich auch hier nicht erkennen.



— Der jüngste Querschnitt durch das innere Gewebe des Vegetationspunktes zeigt zu innerst eine Gruppe grösserer Zellen, das Urmark, dessen Elemente aber noch nicht die charakteristische polyedrische Form der späteren Markzellen angenommen haben. Diese Gruppe ist umgeben von einer kleinzelligeren Aussenschicht, welche in rascher Theilung begriffen ist. Die Stärke dieser Schicht ist verhältnissmässig bedeutend; sie beträgt an den zwischen den vorspringenden Blattwülsten befindlichen Stellen 6—7 Zelllagen, in den Blattanlagen natürlich beträchtlich mehr. In dem Gewebe der letzteren sieht man, und zwar, darauf muss besonders hingewiesen werden, nicht am Mark, sondern etwa drei Zelllagen davon entfernt, Gruppen kleinzelligen Gewebes, die Anfänge des Verdickungsringes. Auf dem nun folgenden Präparate hat das Mark die Zahl seiner Elemente vermehrt, und diese selbst haben eine mehr polyedrische Gestalt angenommen. Die eben genannten Gruppen kleinerer Zellen in der Aussenschicht haben sich einwärts nach zwei Seiten bogenförmig verlängert, so zwar, dass die beiden bogenförmigen Lamellen, deren Concavität nach aussen gerichtet ist, bis dicht an's Mark reichen und hier mit den von den benachbarten Blättern kommenden verschmelzen. Die ganze Masse kleinzelligen Gewebes bildet so einen eigenthümlichen, mit Buchten versehenen Ring. Auf den folgenden Schnitten zeigen sich in den innern, an das Mark grenzenden Theilen des Ringes die ersten Procambiumbündel meist in einer Zahl von drei, und ebenso formt sich der äussere zum Blatt wachsende Theil zum Bündel um, welches, anfangs etwas kleiner, als die im innern Theile liegenden stammeignen, bald darauf keinen Grössenunterschied mehr erkennen lässt. An ihm entstehen dann, wie bei *Rh. Saglionis*, die im Internodium nach unten wachsenden Rindenbündel.

Ich wiederhole, dass die eben gemachten Angaben sich auf die Untersuchung von nur einer Stammspitze beziehen. Die Lagerung der ersten Anfänge des Verdickungsringes erregt Bedenken. Es wäre möglich, dass der höher gelegene Schnitt, auf welchem der zum jüngsten Blatt gehörige Theil des Verdickungsringes noch im innersten Theile der Aussenschicht, dicht am Mark, lag, verloren gegangen, und dass der vorhin beschriebene Zustand schon ein weiter entwickelter wäre. In diesem Falle würden sich die Verhältnisse hier analog gestalten, wie bei *Lepismium radicans*, und beide, wahrscheinlich mit ihnen auch alle übrigen Fälle, sich unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen lassen. Es wären

dann die stammeignen, in den an das Mark grenzenden Buchten des Verdickungsringes entstehenden Stränge, welche, wenn sie hier auch nicht die Bedeutung erlangen, die sie dort besitzen, doch das Analogon der stammeignen Stränge in den Sprossen der Arten mit zweiflügligen Gliedern darstellen, und beide auf den ersten Blick so fern stehende Verhältnisse mit einander vereinigen. — Soviel ergibt sich aus der angeführten Untersuchung mit Sicherheit, dass der Ring hier wie dort als das Primäre, die Stränge dagegen als das Secundäre zu betrachten sind.

Ueber die weitere Entwicklung der Bündel brauchen hier keine Einzelheiten wiederholt zu werden; sie verläuft in allen wesentlichen Stadien so; wie sie für die früher genannten Arten beschrieben wurde. Nur kommt es hier häufiger als anderswo vor, dass die, wie erwähnt, meist zu je drei zusammenliegenden stammeignen Stränge anfangs durch so breite Streifen von Zwischengewebe verbunden sind, dass man sie kaum als getrennt erkennen würde, wenn nicht die kleinen Gruppen von Protophloemzellen als Anhaltspunkte vorhanden wären. Später isoliren sich aber die Bündel immer mehr, bis sie schliesslich wieder durch den Cambiumring verbunden werden. — Mark und Rinde befolgen dasselbe Wachstum, welches früher beschrieben wurde. Für das der Rinde ist Fig. 4 auf Taf. XLVIII beigegeben worden. In dieser nähern sich die Zellen der innern Rinde schon ihrer definitiven Form, und theilen sich nur selten in der Nähe der Rindenbündel, während die lebhafteste Theilung in der vierten Zelllage von aussen, bei  $t$ , stattfindet. Dem Dickenwachsthum des Stammes entsprechend sind hier fast sämtliche junge Wände tangential gerichtet; radiale kommen nur spärlich vor.

Bemerkenswerth ist noch die Thatsache, dass bei *Rh. pendula* das eigentliche Blattbündel nicht bis in den äussern Theil der kleinen Schuppe hinaufreicht, sondern manchmal nur auf ganz kurze Strecke in die Basis desselben verläuft, oder auch manchmal gar nicht in das Blatt tritt. In solchen Fällen beginnt der Blattspurstrang etwa in der Höhe des Achselsprosses auf der Blattbasis, läuft von hier aus in mässig gekrümmtem Bogen nach innen und tritt dann in den Normalkreis.

Einen höchst auffallenden Anblick bieten oftmals die Verhältnisse der Verholzung der Elemente in den Rindenbündeln an den Stellen dar, wo die letztern sich von einander trennen oder mit einander vereinigen, oder wo sie sich von den Blattspur-

strängen abzweigen. Derartige Fälle finden sich bei allen Arten, besonders aber bei den mit runden Sprossen, und bilden hier manchmal die sonderbarsten Configurationen. In hervorragender Weise findet dies dann Statt, wenn zwei oder mehrere Bündel sich ganz allmählig trennen, und das eine derselben oder beide während der Trennung eine Drehung beschreiben. So kommt es dann, dass dieselben schliesslich nur noch mit ihren Basttheilen zusammenhängen und einander gleichsam zu fliehen scheinen. Am häufigsten findet man diese Vorkommnisse, wenn die Blattspurstränge noch kurz vor ihrem Eintritt in den Holzkörper Rindenbündel abgeben, deren Elemente dann meist die eigenthümlichste gegenseitige Lagerung haben. Vor mir liegt ein solches Präparat, auf welchem sich von dem in den Normalkreis übertretenden Bündel ein nur wenig kleineres nach entgegengesetzter Richtung trennt und nur noch im Basttheil damit zusammenhängt. Dem letzteren Bündel mit dem Holztheil zugekehrt liegt ein weiterer kleiner Rindenstrang, und dieser ist endlich mit noch einem weiter nach aussen gelegenen im Basttheil vereinigt. — Derartige Bilder, welche man, wie erwähnt, vielfach trifft, erklären sich aus der Regellosigkeit hinsichtlich der Richtung, in welcher die Verholzung der Elemente in den jungen Bündeln vor sich geht.

#### *Lepismium sarmentaceum.*

An dem sehr kleinen Exemplar dieser Pflanze, das meiner Untersuchung zur Verfügung stand, fand sich nur eine kurze wachsende Spitze. Es gelang mir nicht, an dieser den innern Bau des Vegetationspunktes vollständig zu entziffern, doch lehrten einzelne Zustände, dass die Entwicklung der Bündel in einer der früher beschriebenen ähnlichen Weise vor sich geht (vergl. Taf. XLVI, Figg. 3 u. 4). — Der Gegenstand, auf welchen ich mein Hauptaugenmerk gerichtet hatte, war die Entstehung der Baststränge in der Peripherie des Stammes; allein hier lieferte die Untersuchung kein völlig befriedigendes Resultat. In der ganzen jungen Spitze, welche etwa zwei Millim. Länge hatte, fand sich nämlich noch keine Anlage eines peripherischen Bastbündels. Ist die Entstehung der letzteren damit auch nicht direct verfolgt, so ergibt sich doch soviel mit Sicherheit, dass dieselben erst sehr spät entstehen, und unzweifelhaft dem Grundgewebe angehören. Uebrigens folgte das letztere schon mit ziemlicher Gewissheit aus dem früher be-

schriebenen Längsverlauf der Stränge, vor Allem aus der Tatsache, dass sie nicht selten oben und unten blind endigen. — Die Entstehung dieser Stränge ist also wesentlich verschieden von der des echten Bastes der Fibrovasalstränge unserer Pflanzen, dessen Entwicklung früher bei *Lepismium radicans* genauer erörtert wurde. Während die peripherischen Bastbündel von *Lepismium sarmentaceum* dem Grundgewebe entstammen, gehören jene ebenso unzweifelhaft dem Fasciculargewebe an.

Bekanntlich hat Russow<sup>1)</sup> in neuerer Zeit den Versuch gemacht, sämtliche früher mit dem Namen „echte Bastzellen“, „primäre Bastzellen“ etc. bezeichneten Elemente dem Grundgewebe beizuzählen. Er stützt sich hierbei wesentlich auf die Methode der Vergleichung zahlreicher fertiger Zustände, und legt der Entwicklungsgeschichte weniger Bedeutung bei. Die letztere spricht sich nach ihm ebenso wenig für, als gegen seine Ansicht aus. Die Sclerenchymmassen entstehen zwar, mögen sie an Leitbündel grenzen oder nicht, gleichzeitig oder fast gleichzeitig mit den Procambiumbündeln; allein bedenkt man, dass Leitbündel- und Grundgewebe selbst der ersten Anlage nach dem gleichen Gewebe entstammen, „so hat die Annahme nichts Widersinniges, dass zwei bei ihrer Entstehung nicht scharf geschiedene Theile morphologisch und physiologisch verschiedenen Gewebesystemen angehören können.“<sup>2)</sup>

Dies kann man zugeben, nur ist zu bedenken, dass, wenn man soweit zurückgehen will, der Unterschied zwischen Fascicular- und Grundgewebe überhaupt aufhört, und dann die genannten Bastzellen schlechterdings zu keinem mehr zu zählen sind.

Allein diese Anschauung empfiehlt sich aus praktischen Gründen nicht. Will man den Unterschied zwischen Grund- und Fasciculargewebe — und es ist dies der hervorragendste, den wir in der Histologie haben — bestehen lassen, dann ist es allerdings in zahlreichen Fällen richtig, dass der Bast dem Grundgewebe angehört, in andern aber auch ebenso unzweifelhaft, dass er dem Fasciculargewebe beizuzählen ist. Und zwar wird dies bewiesen durch die Entwicklungsgeschichte, der bei der Entscheidung morphologischer Fragen stets der erste Platz einzuräumen ist. Ich habe früher die Entstehung des Bastes der Fibrovasalstränge genauer erörtert; nichts würde widernatürlicher erscheinen, als

1) Russow. Vergleichende Untersuchungen etc. pag. 167-175.

2) l. c. pag. 171.

wenn man die beiden der Anlage nach zusammen gehörenden Theile von einander trennen und den Bast zum Grundgewebe rechnen wollte (vergl. die Figg. 4 u. 5 auf Taf. XLIV). Da auf der andern Seite die Bastbündel in der Peripherie des Stammes von *Lepismium sarmentaceum* sicher secundär im Grundgewebe entstehen, so wiederholt sich auch hier die Richtigkeit des in der Morphologie in neuerer Zeit vielfach erörterten Satzes, dass äusserlich gleiche und denselben physiologischen Zwecken dienende Gebilde ihrem morphologischen Werthe nach ganz verschieden sein können. —

Die hauptsächlichsten Resultate, welche sich aus dem zweiten Theile der Arbeit ergeben haben, will ich noch kurz zusammenfassen.

Das Gefässbündelsystem der alaten Formen unter den Rhipsalideen besteht aus zwei Elementen: stammeignen und gemeinsamen Strängen. Jene bilden die Bündel an den beiden grösseren Seiten des Holzkörperovals; diese stellen in dem zu ihrem Blatt gehörenden Internodium Rindenstränge dar, und treten erst ungefähr in der Höhe des nächstfolgenden Blattes in den Holzkörper ein. Von ihnen zweigen sich die zahlreichen Stränge ab, welche das Bündelnetz in den Rindenflügeln des Stammes herstellen.

Die Sonderung der Gewebe in der Vegetationsspitze dieser Pflanzen geht in folgender Weise vor sich. Eine äusserste Zellschicht, das Dermatogen, überzieht gleichmässig den ganzen Vegetationspunkt, und stellt den Bildungsheerd der Epidermis dar. Auf die genannte Lage folgen einige innere, aus deren äusseren sich die Rinde aufbaut, das Periblem Hanstein's, während eine centrale Gewebemasse, das Plerom, dem Mark den Ursprung giebt. Zwischen beiden Geweben ist eine scharfe Grenze nicht zu ziehen, sondern sie gehen ununterbrochen in einander über. — Auf Querschnitten des entsprechenden Alters trifft man daher eine grosszelligere Innen- und eine in lebhafterer Theilung befindliche Aussenschicht, deren Elemente etwas kleiner sind.

Der Bildung der Gefässbündel geht eine kleinzellige Gewebeschicht voraus, welche in den innersten Zellen der Aussenschicht unter dem jüngsten Blatt ihren Ursprung nimmt, und sich von da aus einwärts beiderseits fortsetzt, um mit den blattlosen Seiten des Stammes parallel laufenden ähnlichen Streifen kleinzelligen Gewebes in Verbindung zu treten. In den letzteren entstehen die unbegrenzt von unten nach oben wachsenden stammeignen Stränge,

während in dem unter dem Blatt gelegenen Theile die gemeinsamen Bündel erzeugt werden. Durch rasche Theilung der Zellen einer bogenförmig verlaufenden Gewebezone, welche schon auftrat, als in dem Ringe kaum Bündel sichtbar waren, werden die gemeinsamen Bündel immer weiter von den stammeignen entfernt; sie wachsen dann rasch im Blatt hinauf, langsamer dagegen in der Rinde des zu ihnen gehörenden Internodiums hinab. Hier zweigen sich von ihnen die zahlreichen Stränge ab, welche die Rinde erfüllen.

Die Entwicklung und Ausbildung des Markes geht in centrifugaler Richtung vor sich, ebenso die der Rinde mit Ausnahme der äussersten Schichten, in denen die Tangentialtheilung schon früh erlischt; aus diesen geht das Hypoderma hervor.

In den stammeignen Strängen entstehen zuerst Protophloemzellen; später erst folgen die Spiralttracheiden. In den primären gemeinsamen Strängen findet das Umgekehrte statt, während in den secundär entstehenden Rindenbündeln die Entwicklungsfolge der genannten Elemente eine unregelmässige ist.

Nach Anlage der Bündel theilen sich die Zellen der zwischen denselben gelegenen Parteen des Ringes nur träge, während sie sich immer mehr vergrössern. Nachdem so die Bündel mehr und mehr von einander entfernt sind, tritt schliesslich, von den Strängen aus beginnend, der Cambiumring auf, der dann alle wieder zu einem ununterbrochenen Ganzen vereinigt.

Bei den rundgliedrigen Formen der Rhipsalideen — genauer untersucht an den langen Sprossen von *Rh. Saglionis*, — durchlaufen die gemeinsamen Stränge nicht erst das ganze zu ihnen gehörige Internodium, sondern treten sofort in den Holzkörper ein; die Stränge, welche in der Rinde auftreten, haben sich nur secundär von ihnen abgezweigt.

Die erste Gewebesonderung in der Vegetationsspitze geht in ähnlicher Weise vor sich, wie bei den alaten Formen; auch hier lässt sich zunächst eine innere grosszelligere von einer äusseren kleinzelligeren unterscheiden. Dagegen erfolgt die Bildung der Procambiumbündel und des sie vereinigenden Ringes gleichzeitig. Die stammeignen Bündel bilden hier nicht das eigentliche Gerüst des Stammes, sondern sind secundärer Natur und weichen also darin von den geflügelten Formen ab. — In allen übrigen Punkten ist aber die Gewebeentwicklung die gleiche, wie dort.

Berlin, im Juli 1873.

## Erklärung der Abbildungen.

### Taf. XXXI.

Fig. 1. ( $^{60/1}$ ) *Lepismium radicans*. Medianer Längsschnitt durch die Stammspitze. ab jüngstes, cd zweit-, be drittjüngstes Blatt, u. s. w.

Fig. 2. ( $^{312/1}$ ) *Lep. radicans*. Anlage eines Achselsprosses auf der Basis des fünften Blattes.

Figg. 3 u. 4. ( $^{312/1}$ ) *Lep. radicans*. Erstere etwas weiter entwickelt, als vorige, mit Haaren auf der Aussenseite; letztere noch älter, mit Haaren auf der Aussen- und Innenseite.

Fig. 5. ( $^{312/1}$ ) Noch weiter entwickelter Zustand; links die Blatt-, rechts die Stammseite. b Basaltheil einer Borste; bei a Längstheilung einer Haarzelle; bei k die Korktheilung unter den Haaren.

### Taf. XXXII.

Fig. 1. ( $^{312/1}$ ) *Lepismium radicans*. Eine tief unter Korkgewebe versteckte Achselsprossanlage, die ganz an den Stamm verschoben ist. Die dunkel gefärbten Partien deuten den äussern schon vielfach collabirten Kork an.

Fig. 2. ( $^{312/1}$ ) Ein unter Hüllgewebe versteckter, in Entwicklung begriffener Achselspross von *Lep. radicans*.

Figg. 3, 4 u. 5. ( $^{312/1}$ ) *Lep. radicans*. Entstehung des Hüllgewebes über dem Achselspross. In Fig. 3 rechts die Stamm-; links die Blattseite.

Fig. 6. ( $^{312/1}$ ) Sprossanlage auf der Basis des Blattes von *Rh. Saglionis*.

### Taf. XXXIII.

Fig. 1. ( $^{312/1}$ ) *Lepismium radicans*. Junge Sprossanlage, unter Hüllgewebe ganz versteckt.

Figg. 2, 3, 4, 5, 6 u. 7. ( $^{312/1}$ ) *Rhipsalis Cassytha*. Allmähliche Verschiebung des auf der Blattbasis entstandenen Achselsprosses in's Innere des Rindengewebes. Fig. 2 nach dem Längsschnitt einer Anlage gezeichnet, die nahe dem Scheitel des Mutterprosses gelegen war. In Fig. 6 ist der Vegetationspunkt noch nicht ganz von Hüllgewebe bedeckt, während in Fig. 7 die Einhüllung nahezu vollständig vollzogen ist.

Fig. 8. ( $^{48/1}$ ) Längsschnitt durch die fertige Rinde von *Rh. Cassytha*. Bei a der scheinbar endogen entstandene Achselspross; b ein Rindenbündel; c die äussersten Bastzellen eines Gefässbündels des normalen Holzkörpers.

Fig. 9. ( $^{312/1}$ ) *Rh. Saglionis*. Vegetationspunkt des Achselsprosses mit Haaranlage im äussern Theile.

### Taf. XXXIV.

Fig. 1. ( $^{312/1}$ ) Junge Sprossanlage auf dem Blattgrund von *Rhipsalis pendula*.

Fig. 2. ( $^{180/1}$ ) Dieselbe in einem weiteren Entwicklungsstadium.

Fig. 3. ( $100/1$ ) *Rh. pendula*. Sprossanlage ganz an den Stamm verschoben. Bei b die an der Aussenseite gebildete Borste; rechts unten der Anfang des Blattes.

Figg. 4 u. 5. ( $110/1$ ) Flächen- und Querschnitt der Epidermis von *Pfeiffera cereiformis*.

Figg. 6 u. 7. ( $110/1$ ) *Lepismium sarmentaceum*. Epidermis von der Fläche und im Querschnitt gesehen. Bei b die Bastzellgruppen.

#### Taf. XXXV.

Fig. 1. ( $45/1$ ) *Rhipsalis paradoxa*. Alte Blattachsel mit endogen entstandener Blüthe; gg Gefässstränge. Bei a das schon durch Kork vom lebendigen Gewebe getrennte Blatt; bei b eine Borste; k Korkgewebe.

Fig. 2. ( $100/1$ ) Blatt von *Rh. pendula*.

Fig. 3. ( $270/1$ ) Spitze eines solchen Blattes stärker vergrößert.

Figg. 4 u. 5. ( $110/1$ ) *Lepismium radicans*. Epidermis in der Flächen- und Querschnitt.

Fig. 6. ( $110/1$ ) *Lep. Knightii*. Epidermis von der Fläche gesehen.

#### Taf. XXXVI.

Fig. 1. ( $110/1$ ) Querschnitt durch die Epidermis von *Lepismium Knightii*.

Figg. 2 u. 3. ( $110/1$ ) *Rhipsalis paradoxa*. Epidermis in der Quer- und Flächenansicht.

Figg. 4 u. 5. ( $110/1$ ) *Rh. pentaptera*. Die den vorigen entsprechenden Bilder.

Figg. 6, 7 u. 8. ( $110/1$ ). *Rh. micrantha*. Fig. 6 Flächenansicht, Figg. 7 u. 8 Querschnitte. Bei a in 6 und 8 die anomalen Streifen. In Fig. 6 deutet die stärker gezogene Linie die Zusammensetzung des Streifens aus zwei Mutterzellreihen an.

Fig. 9. *Rh. rhombea*. Reihenförmig angeordnete Epidermismutterzellen von dem unteren fast runden Theil eines langen Sprosses genommen.

Fig. 10. ( $110/1$ ) *Rh. rhombea*. Querschnitt durch die Epidermis. Bei d die vorragende halbmondförmige Zelle hinter der Schliesszelle.

#### Taf. XXXVII.

Fig. 1. ( $110/1$ ) *Rh. rhombea*. Flächenansicht der Epidermis.

Figg. 2 u. 4. ( $110/1$ ) *Rh. carnea*. Flächenansicht und Querschnitt der Epidermis.

Fig. 3. ( $110/1$ ) *Rh. crispata*. Epidermis von der Fläche gesehen.

Fig. 5. ( $110/1$ ) *Rh. pachyptera*. Ein dem vorigen entsprechendes Bild.

Fig. 6. ( $110/1$ ) *Rh. Swartziana*. Desgl.

Figg. 7 u. 8. ( $110/1$ ) *Rh. floccosa*. Epidermis von der Fläche und im Querschnitt gesehen.

Fig. 9. ( $110/1$ ) *Rh. funalis*. Epidermis im Längsschnitt.

#### Taf. XXXVIII.

Figg. 1 u. 2. ( $110/1$ ) *Rh. funalis*. Epidermis. Flächenansicht und Querschnitt.

Figg. 3 u. 4. ( $110/1$ ) *Rh. conferta*. Den vorigen entsprechende Bilder.

Figg. 5 u. 6. ( $110/1$ ) *Rh. Cassytha*. Desgl.

Fig. 7. ( $812/1$ ) *Rh. Cassytha*. Obere Zelllage des Collenchyms im Flächenschnitt.

Figg. 8 u. 10. ( $110/1$ ) *Rh. Saglionia*. Epidermis der langen Sprosse.

Figg. 9 u. 11. ( $110/1$ ) *Rh. Saglionia*. Epidermis der kurzen Sprosse.



## Taf. XXXIX.

Fig. 1 u. 2. ( $^{110}/_1$ ) *Rh. pendula*. Epidermis von der Fläche und im Querschnitt gesehen. Bei a in Fig. 1. Anlage zu einer Spaltöffnung, die aber nicht über die ersten einleitenden Theilungen hinausgekommen ist.

Fig. 3 u. 5. ( $^{110}/_1$ ) *Rh. mesembryanthoides*. Epidermis der längeren Sprosse.

Fig. 4 u. 6. ( $^{110}/_1$ ) *Rh. mesembr.* Epidermis der kurzen Glieder.

Fig. 7, 8, 9 u. 10. ( $^{110}/_1$ ) *Rh. salicornioides*. 7 u. 10 Epidermis des dünnen unteren, 8 u. 9 des dickeren oberen Theiles am Spross.

Fig. 11. ( $^{312}/_1$ ) *Rh. Cassytha*. Querschnitt durch Epidermis und Collenchym; in der äussern Lage des letzteren die Oxalatkristalle.

## Taf. XL.

Fig. 1. ( $^{312}/_1$ ) *Rh. Cassytha*. Entwicklung der Spaltöffnungen.

Fig. 2. ( $^{312}/_1$ ) *Rh. Cassytha*. Etwas weiter vorgeschrittener Zustand.

Fig. 3. ( $^{110}/_1$ ) Noch weiter entwickelt. In den Epidermiszellen die ersten Secundärtheilungen.

Fig. 4. ( $^{312}/_1$ ) Querschnitt durch den jungen Apparat nach den ersten Theilungen.

Fig. 5. ( $^{312}/_1$ ) *Lepismium radicans*. Längsgerichtete Anlage einer Spaltöffnung.

Fig. 6 u. 7. ( $^{270}/_1$ ) *Rh. funalis*. Entwicklung der Spaltöffnung. In Fig. 6 Anlage derselben in der halben Breite der Mutterzelle.

Fig. 8 u. 9. ( $^{270}/_1$ ) *Rh. micrantha*. Anlage der Spaltöffnungen. In Fig. 9 ist die gerade Wand die vierte in der Aufeinanderfolge der Theilungen.

Fig. 10. ( $^{312}/_1$ ) Es sind schon fünf Theilungen erfolgt, ehe die gerade Wand aufgetreten ist.

Fig. 11. ( $^{312}/_1$ ) *Rh. micrantha*. Jugendliche Epidermis mit dem darunter liegenden Hypoderma. Das letztere ist durch die punktirte Linie dargestellt; in seiner Mitte die Anlage der Athemhöhle. In der Mutterzelle der Spaltöffnung sind vier der einander wechselnd angesetzten Wände entstanden.

Fig. 12. ( $^{312}/_1$ ) *Rh. micrantha*. Junge Athemhöhle.

Fig. 13. ( $^{270}/_1$ ) *Rh. funalis*. Jugendliche Spaltöffnung. Die den Spalt herstellende Wand zeigt Faltung vor der Bildung des Spaltes.

Fig. 14. ( $^{270}/_1$ ) *Rh. micrantha*. Die gerade Wand ist gleich nach ihrer Entstehung in ihrem mittleren Theile stärker verdickt.

Fig. 15, 16 u. 17. ( $^{600}/_1$ ) *Rh. micrantha*. Fig. 15 Faltung der Wand im optischen Querschnitt gesehen. Fig. 16 optischer Querschnitt durch die punktirte Linie angedeutet; in der oberen Ansicht ist die Wand gerade und beginnt eben, den Spalt zu bilden. Fig. 17 stellt den im oberen Theile unsymmetrisch weiter entwickelten Spalt dar, der auf halber Höhe der Schliesszellen erst als kleines rhombisches Feldchen erscheint.

Fig. 18. ( $^{190}/_1$ ) *Rh. funalis*. Entstehung der Tangential- und späteren Radialwände in der Epidermis. Bei a eine der den Wänden der Mutterzelle in auffallend spitzen Winkeln angesetzten jungen Wände.

Fig. 19, 20 u. 21. ( $^{270}/_1$ ) *Rh. micrantha*. Bau des fertigen Spaltöffnungsapparates. Fig. 19 Flächenansicht; s der Spalt, a die inneren, b die äusseren Hörnchen. Die punktirte Linie stellt die Schliesszellen im optischen Längsschnitt dar. — Fig. 20 Querschnitt; Bezeichnung wie vorhin; bei c die inneren Hörnchen. — Fig. 21 Längsschnitt; unter der Schliesszelle die übrigens verschieden weit vorragende Hilfszelle.

Fig. 22. ( $^{450}/_1$ ) *Lepismium radicans*. Querschnitt durch den Spaltöffnungsapparat, nach Behandlung mit Chlorzinkjod gezeichnet. c die das Ganze überziehende, bis an die untere Grenze des Hypoderma reichende Cuticula; der innere Theil der Hörnchen, b, besteht aus dunkler gefärbter Cuticularmasse, die aussen und innen von einer scharf abgesetzten Cuticula umgeben ist (vergl. Text pag. 381). Unter a kleine Vorsprünge der Cuticula in die Cellulose. (Durch ein Versehen ist die a und die Vorsprünge verbindende punktirte Linie nicht angegeben; a bezieht sich auf die kleinen Vorsprünge zu beiden Seiten der Hörnchen.

Fig. 23, 24 u. 25. ( $^{180}/_1$ ) *Rh. micrantha*. Verkümmerte Spaltöffnungen aus den anomalen Streifen in der Epidermis. In Fig. 23 deutet das punktirte Oval die Athemböhle an. In Fig. 24 finden sich zwei auf den Spalt gerichtete Wände in den Hülfszellen, wie sie im normalen Zustande nicht auftreten. In Fig. 25 der früher beschriebene eigenthümliche Auswuchs der Wand.

Fig. 26 u. 27. ( $^{270}/_1$ ) *Rh. micrantha*. Junge Schliesszellen; Fig. 26 nach, Fig. 27 während des Collapsus. In letzterer Figur deutet die punktirte Linie die oberen Ansatzstellen der Wände an.

Fig. 28, 29, 30 u. 31. ( $^{600}/_1$ ) *Rh. micrantha*. Collabirte Schliesszellen. In Fig. 31 sind die Schliesszellen schon eingefallen, als die Bildung des Spaltes eben begann. In Fig. 28 ist der Spalt im äussern Theile schon weiter ausgebildet, während er auf halber Höhe der Schliesszellen noch sehr klein ist. Die Reste der Schliesszellwände und des Inhalts der Zellen stellen die den Spalt umgebende weissliche Masse dar. — In Fig. 30 bei c die Auswüchse der Spaltwände. — Fig. 29 der eigenthümliche, früher besprochene einseitige Auswuchs der geraden Wand.

Fig. 32. ( $^{270}/_1$ ) *Rh. micrantha*. Nicht zu völliger Ausbildung gelangte Spaltöffnung. Die punktirte Linie stellt die letzten Theilungen in der Epidermismutterzelle der Spaltöffnung, die stärker gezogenen das Hypoderma dar. Die sonst die Athemböhle herstellende Wand des letzteren hat hier anstatt derselben einen nach beiden Seiten vorspringenden Auswuchs gebildet.

Fig. 33. ( $^{270}/_1$ ) *Rh. micrantha* Collapsus der Schliesszellen einer Spaltöffnung.

Fig. 34. ( $^{450}/_1$ ) *Rh. carnos*a. Zellen der Epidermis, nach Behandlung mit Chlorzinkjod gezeichnet. Zu äusserst die Cuticula; dann folgen die Cuticularschichten a, zu innerst die Celluloselamelle b; bei c die Cuticularplättchen in der Innenwand.

Fig. 35. ( $^{450}/_1$ ) *Lepismium radicans*. Epidermiszellen. Bezeichnung wie vorhin. Bei c die partiellen knötchenartigen Cuticularisierungen.

Fig. 36. ( $^{270}/_1$ ) *Lep. radicans*. Querschnitt einer Epidermis, die mit Schwefelsäure behandelt wurde.

Fig. 37. ( $^{450}/_1$ ) *Lep. radicans*. Flächenansicht einer Epidermiszellwand nach Behandlung mit Schwefelsäure.

Fig. 38 u. 39. ( $^{720}/_1$ ) *Rh. funalis*. Ringförmig verlaufende ungleiche Verdickung der Parenchymwände. Fig. 38 in der Flächen-, Fig. 39 in der Querschnittsansicht.

Fig. 40 u. 41. (Wenig vergrössert.) *Rh. paradoxa*. Anordnung der Gefässbündel auf dem Querschnitt des Stammes.

Fig. 42. *Rh. pentaptera*. Desgl.

Fig. 43. *Rh. micrantha*. Desgl.

## XLVII.

Fig. 1. ( $^{270/1}$ ) *Rhipsalis Saglionis*. Querschnitt durch einen jungen rasch wachsenden Spross. (Vergl. Text.)

## XLVIII.

Fig. 1 u. 2. ( $^{450/1}$ ) *Rhipsalis rhombea*. Fig. 1 Querschnitt durch den Verdickungsring; in Fig. 2 haben sich schon Bündel mit den ersten Weichbastzellen gebildet.

Fig. 3. ( $^{270/1}$ ) *Rh. rhombea*. Lateralschnitt durch den Vegetationspunkt, der von einer parallel dem Medianschnitt verlaufenden Furche durchzogen ist.

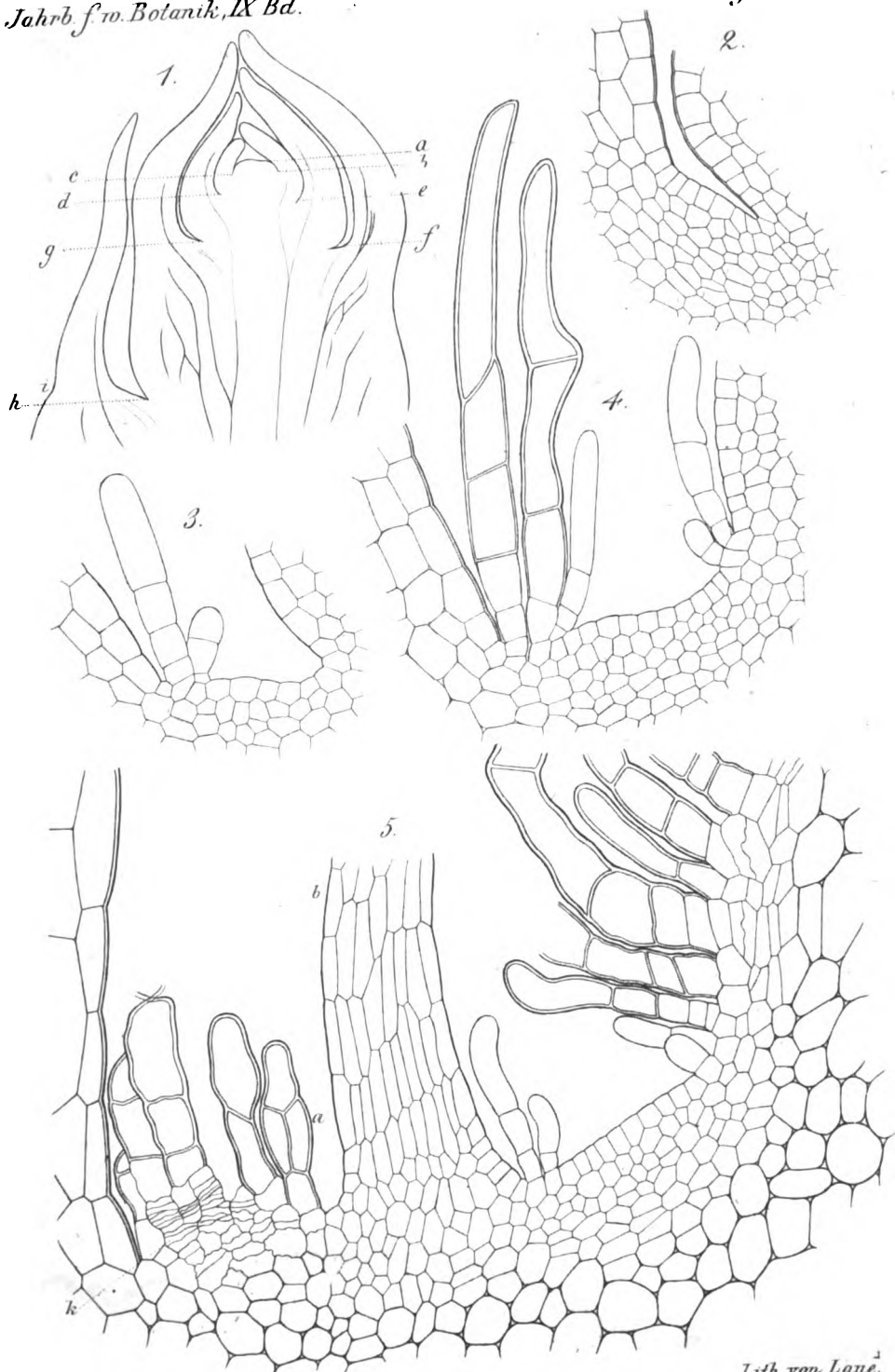
Fig. 4. ( $^{270/1}$ ) *Rh. pendula*. Rindenpartie aus einem langen Spross. Im peripherischen Theile der Rinde dauert das Wachsthum am längsten an.

Fig. 5. ( $^{450/1}$ ) *Rh. pendula*. Rindenbündel in drei Theile zerfallend. Das kleinere rechts ist schon isolirt; das links gelegene setzt seinen Lauf weiter unten in zwei Strängen fort, deren Holztheile einander zugekehrt sind. a Spiralzelle, b Weichbastzelle.

Fig. 6. ( $^{270/1}$ ) *Rh. Saglionis*. Auftreten des Cambiumringes zwischen den schon weiter entwickelten Bündeln des Holzkörpers im langen Spross.

Sämmtliche Figuren sind entweder direct mit der Camera oder dem Prisma entworfen und ausgeführt, oder, wie die meisten der Stammquerschnitte auf Taf. XLI, nach grösseren Bildern im verkleinerten Maassstabe gezeichnet.

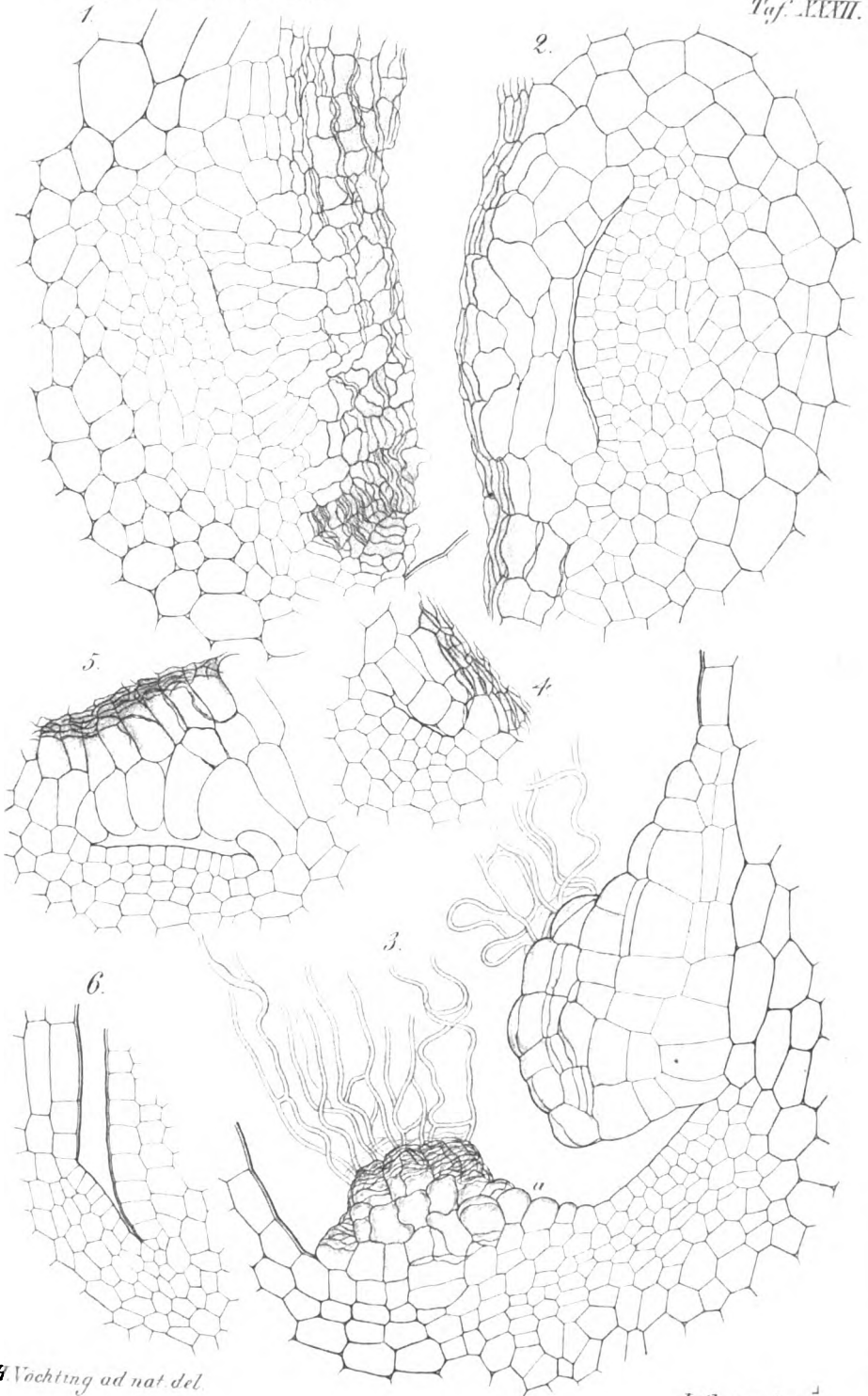
Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass die Subtilitäten, welche der Bau der fertigen Spaltöffnung der Rhipsalideen darbietet, in den bei 110facher Vergrösserung ausgeführten Zeichnungen der Epidermen nicht dargestellt werden konnten. Die Ueberfüllung von Linien, welche durch das Zeichnen der vielen Doppelcontouren entstanden wäre, würde die Bilder nur verundeutlicht haben.



*H. Vochting ad nat. del.*

*Lith von Lane.*

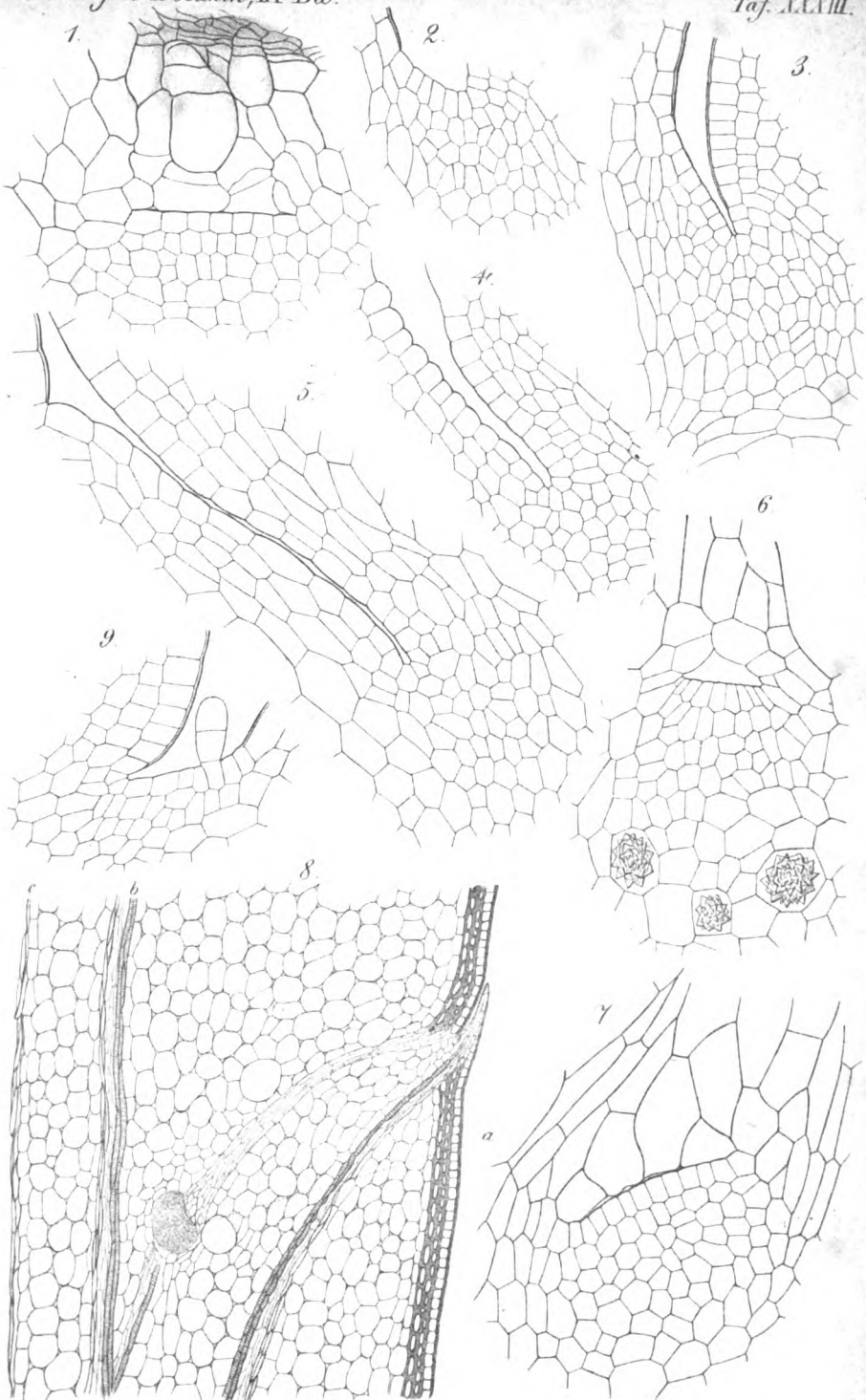




*H. Vochting ad nat. del.*

*Lith. von Lane.*



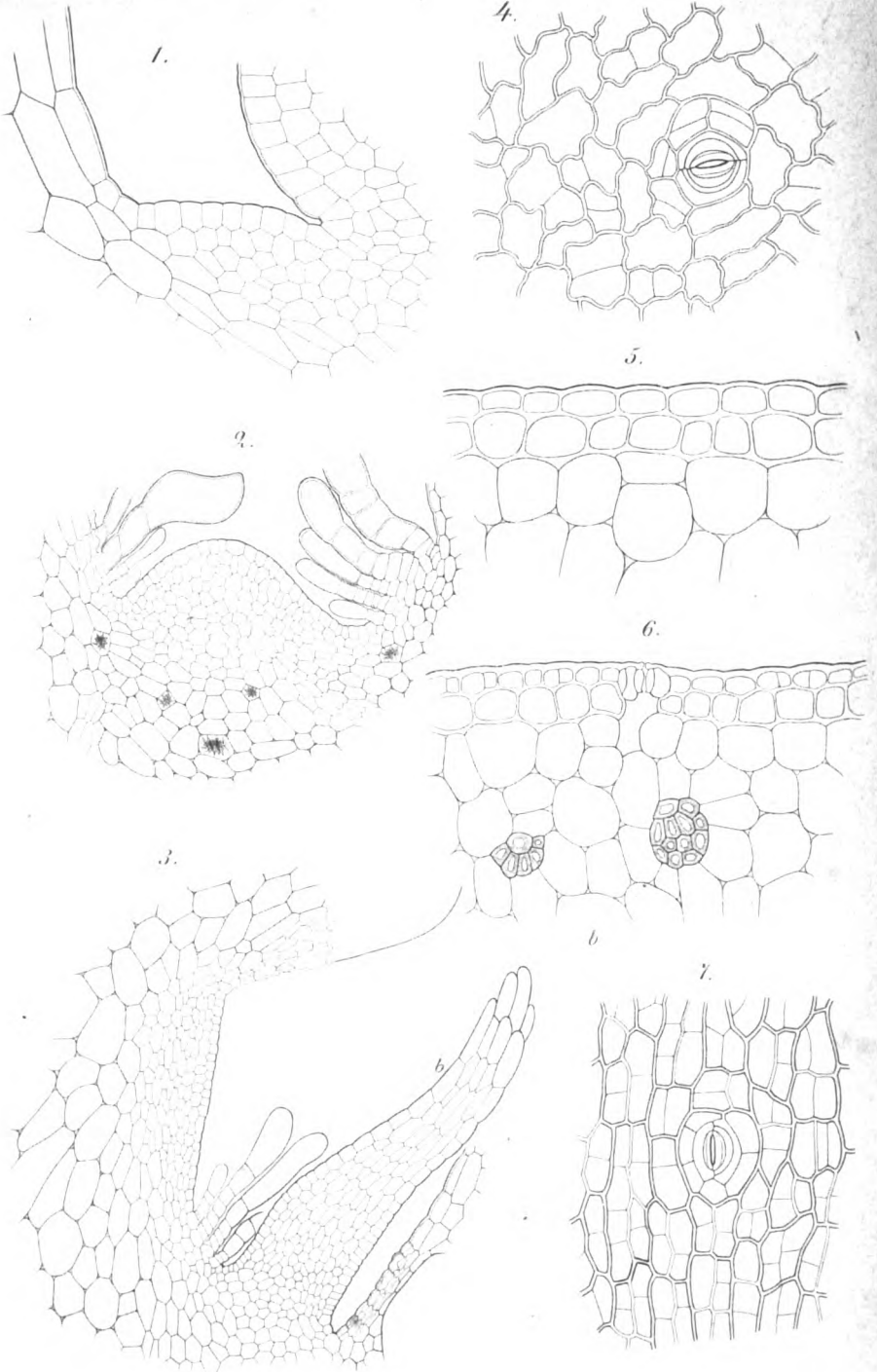


*H. Vochting ad nat. del.*

*Lith. von Laue.*



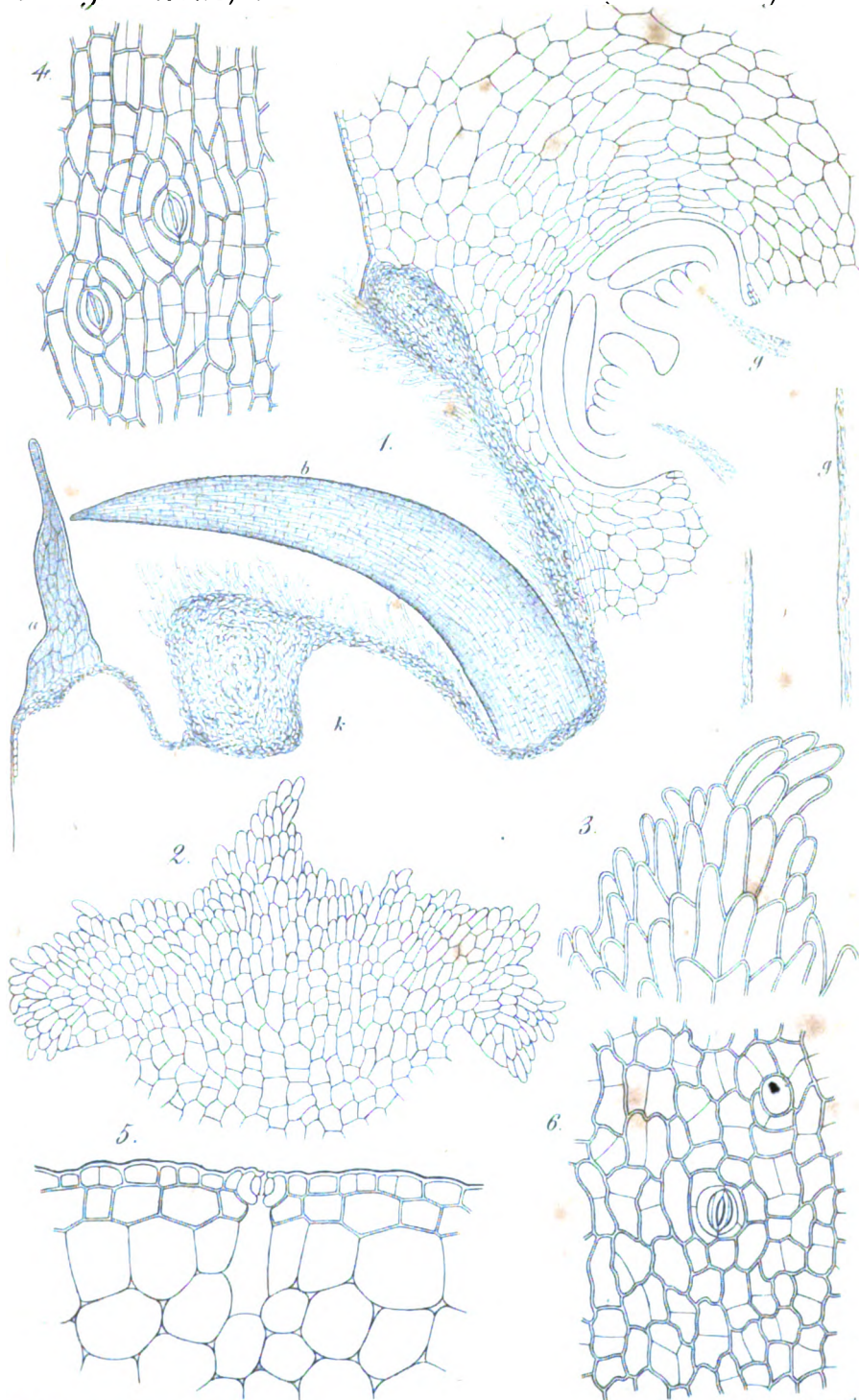




*H. Vöchting aul nat. del.*

*Lith. von Laue.*

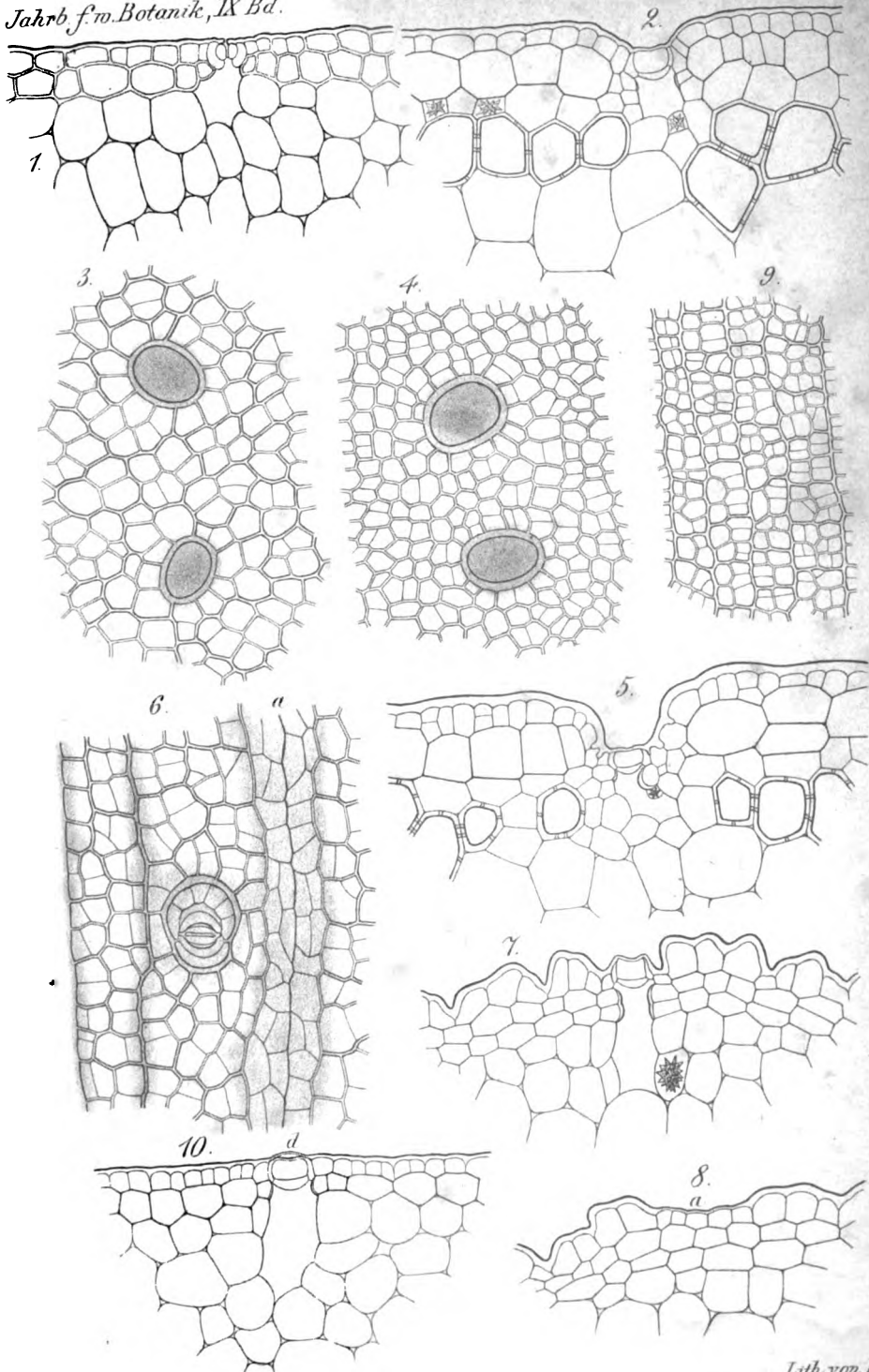




H. Vochting ad nat. del.

Lith. von Lave.

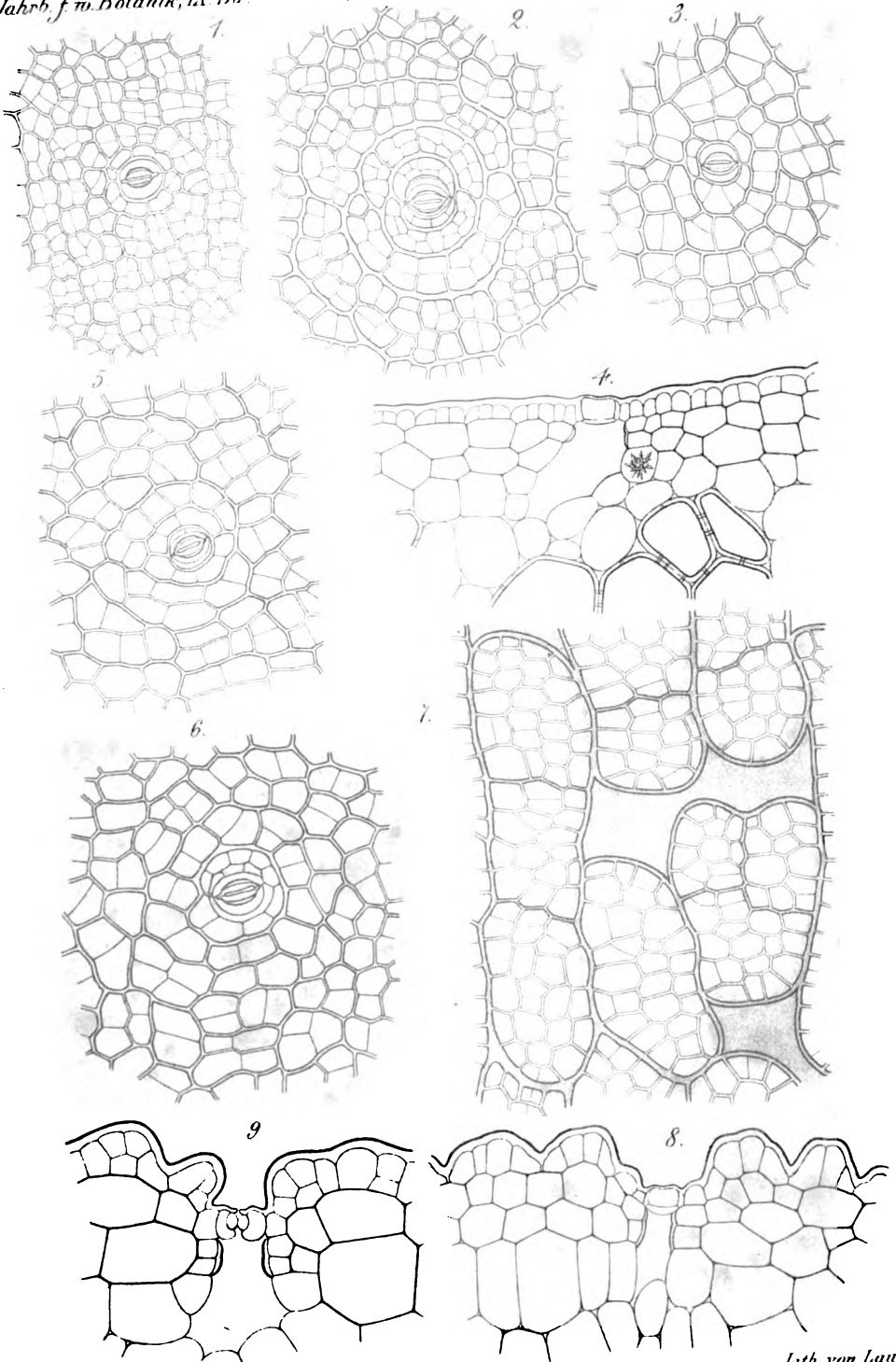




H. Vöchting ad nat. del.

Lith. von Lauer.



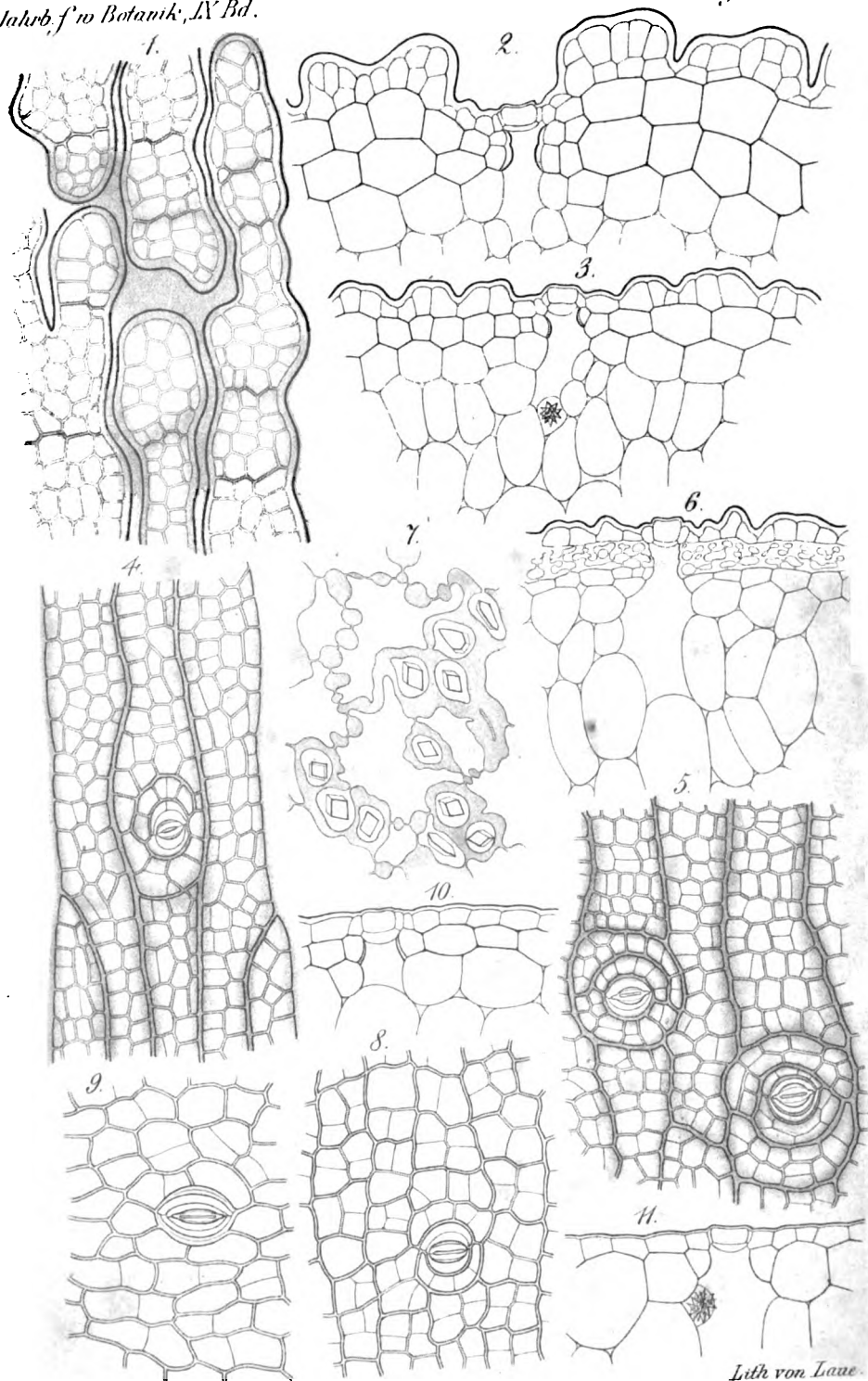


H. Vöckting ad. int. del.

Lith. von Lauer.



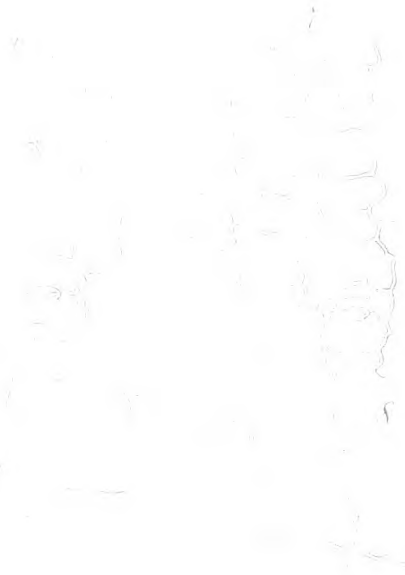
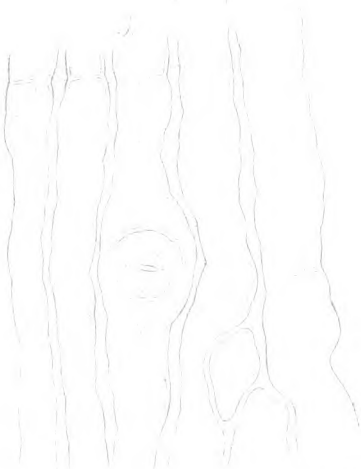
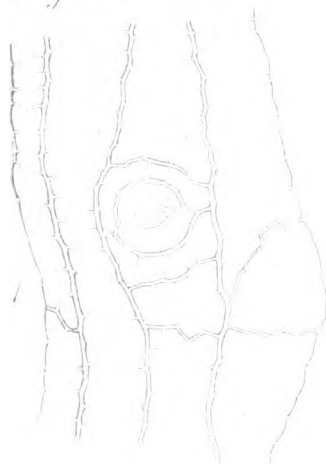




*H. Vöchting ad nat. del.*

*Lith. von Lauer.*

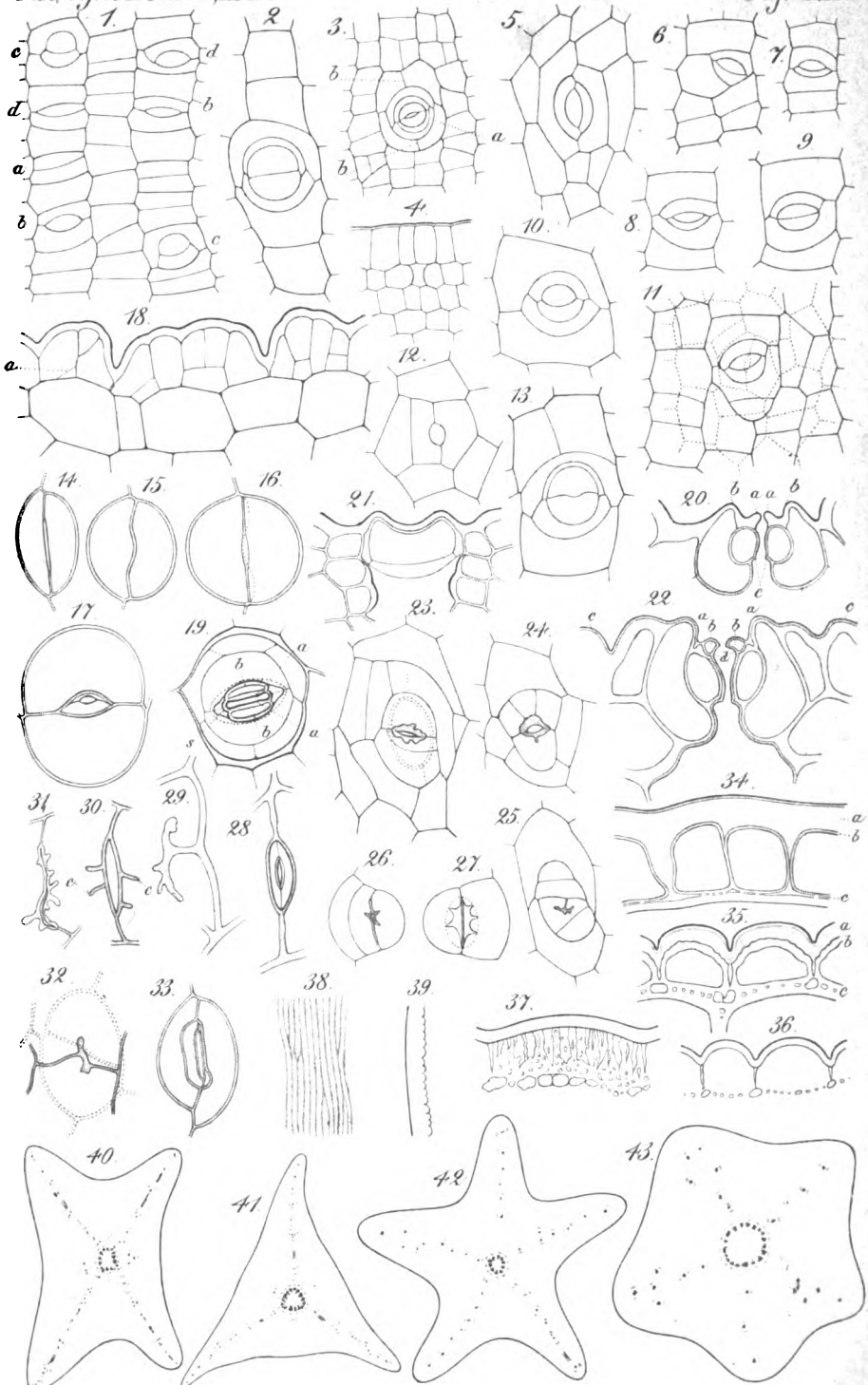




With you Love

14. 1880

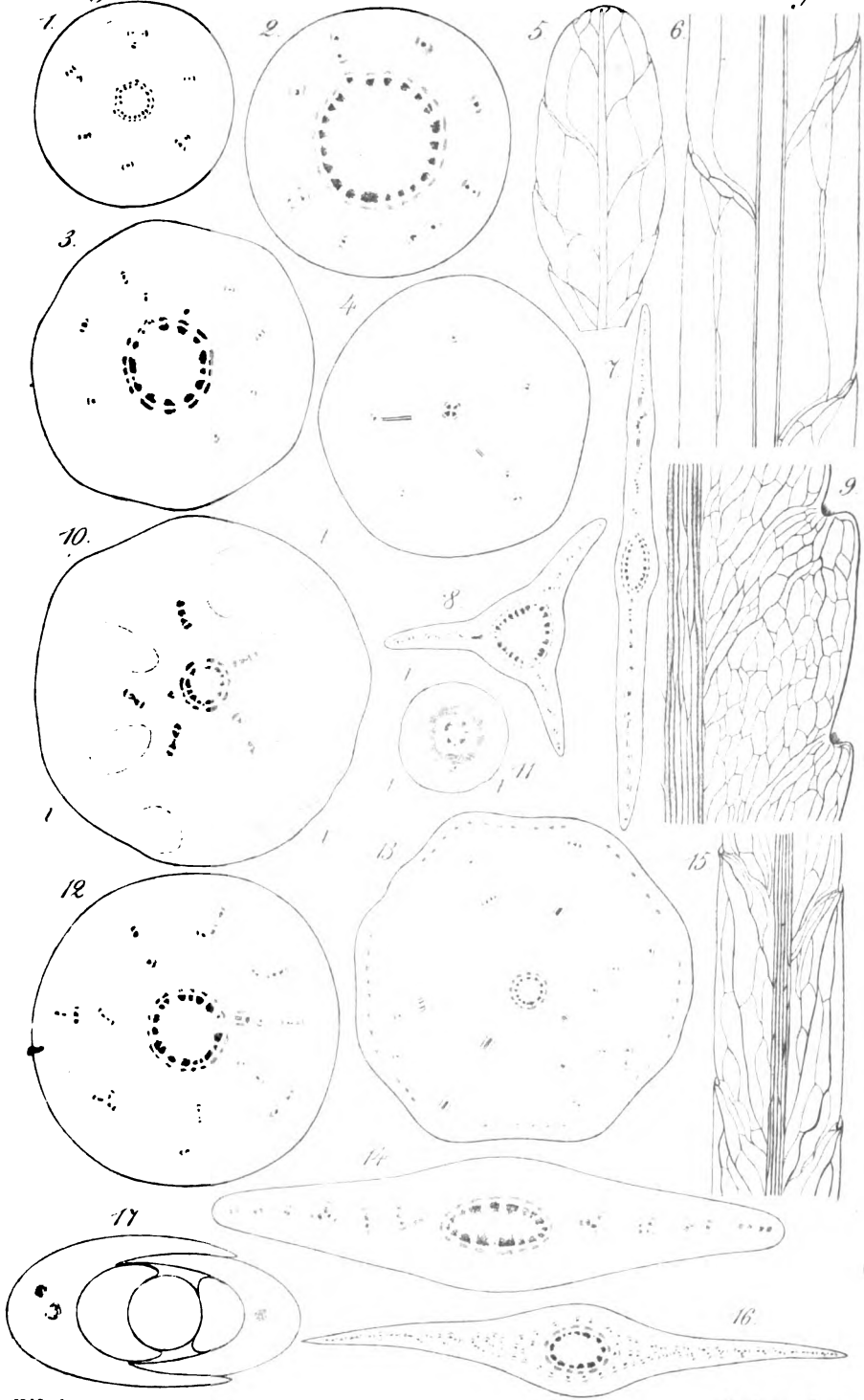




H. Vöchting ad nat. del.

Lith. von Lantz.



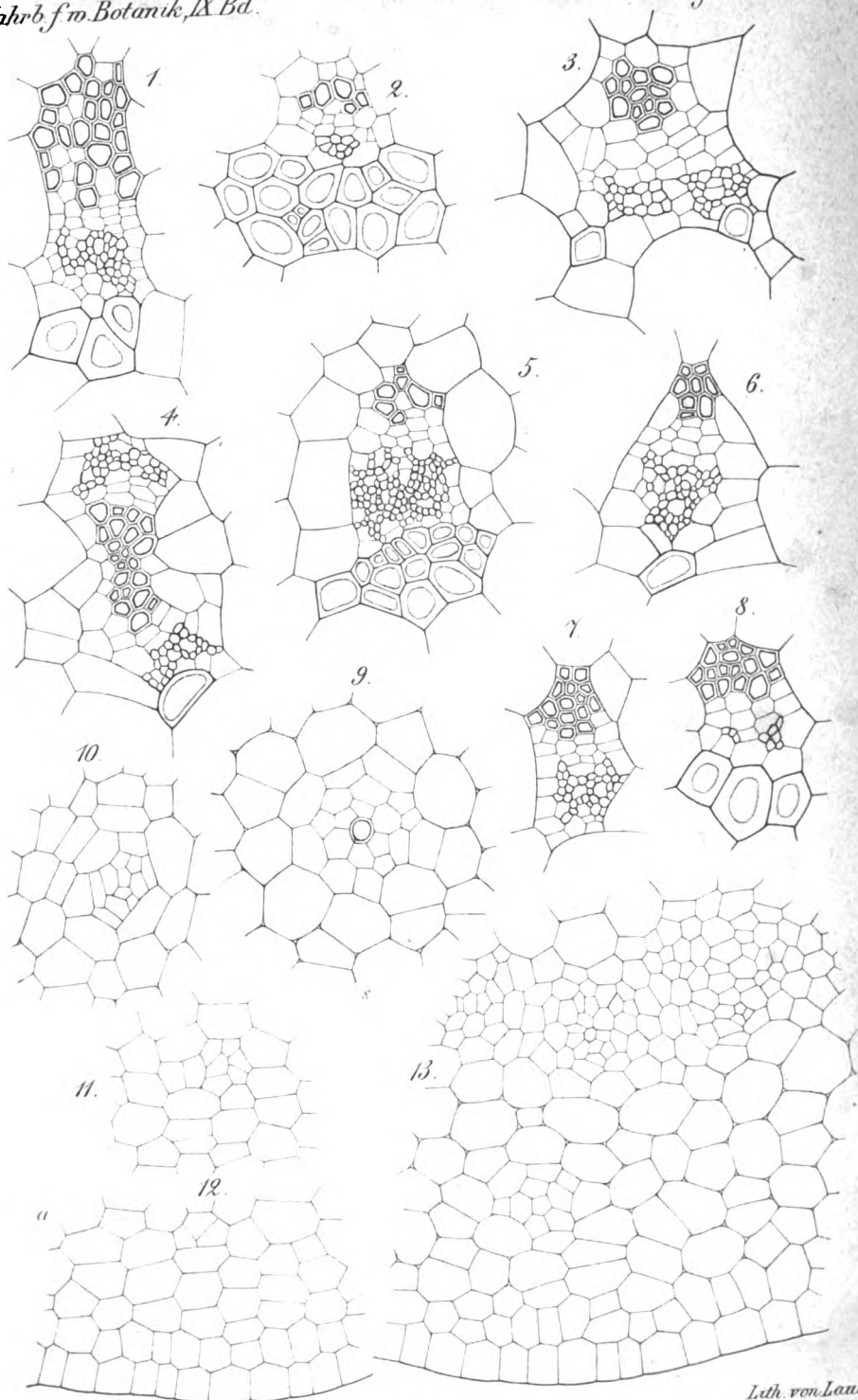


H. Vochting ad nat. del.

Lith. von Lane.



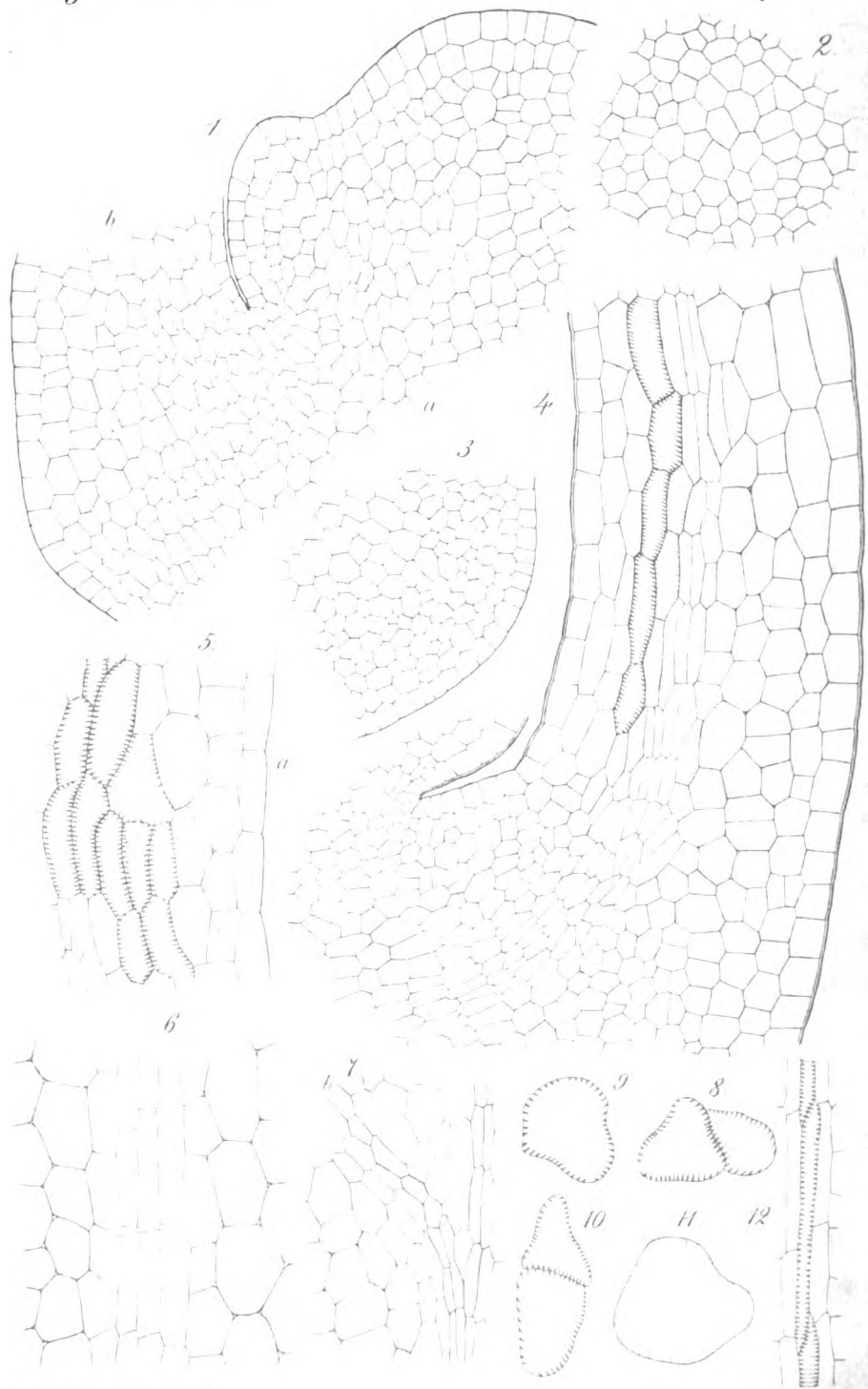




*H. Voelking ad nat. del.*

*Lith. von Laue.*

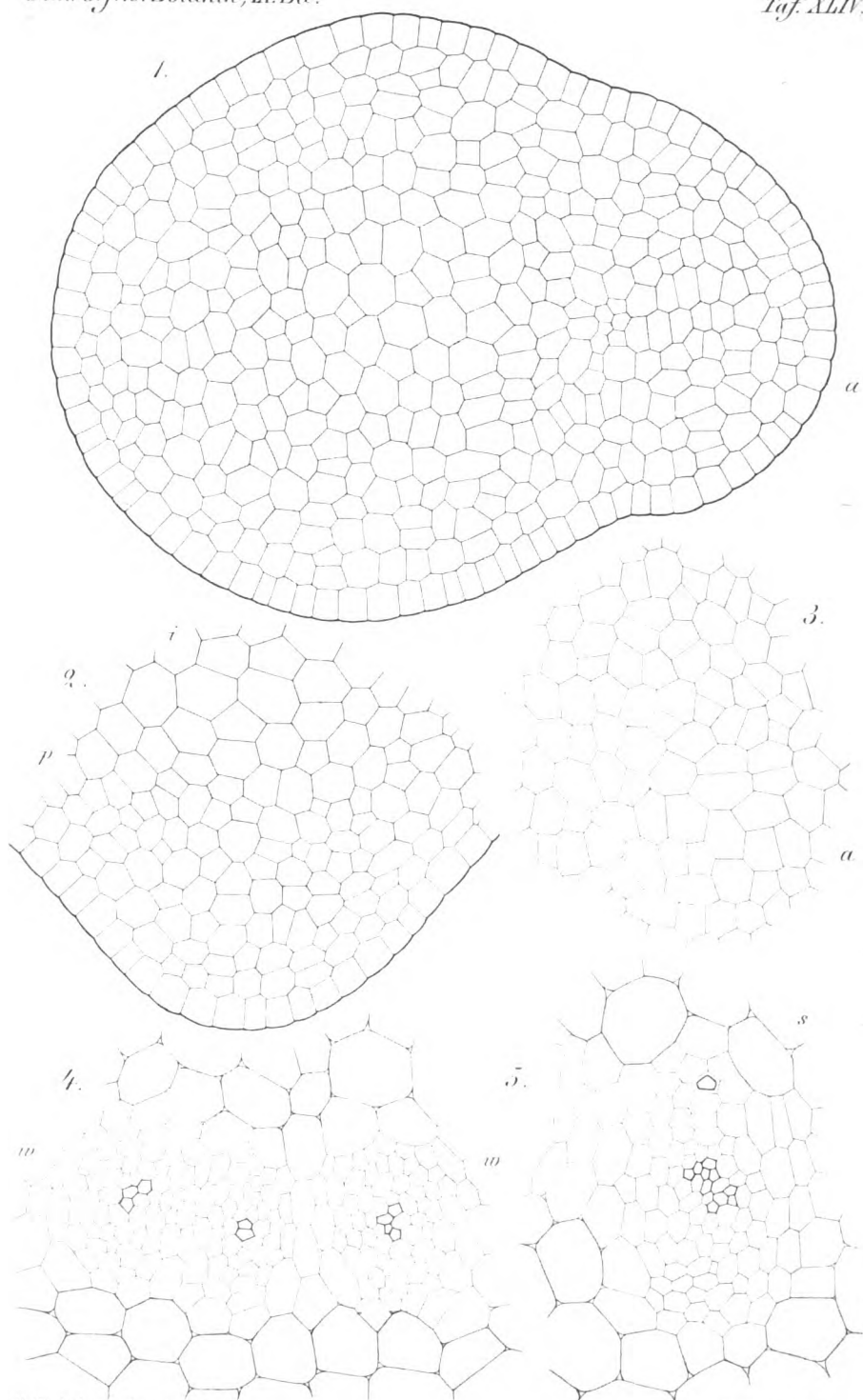




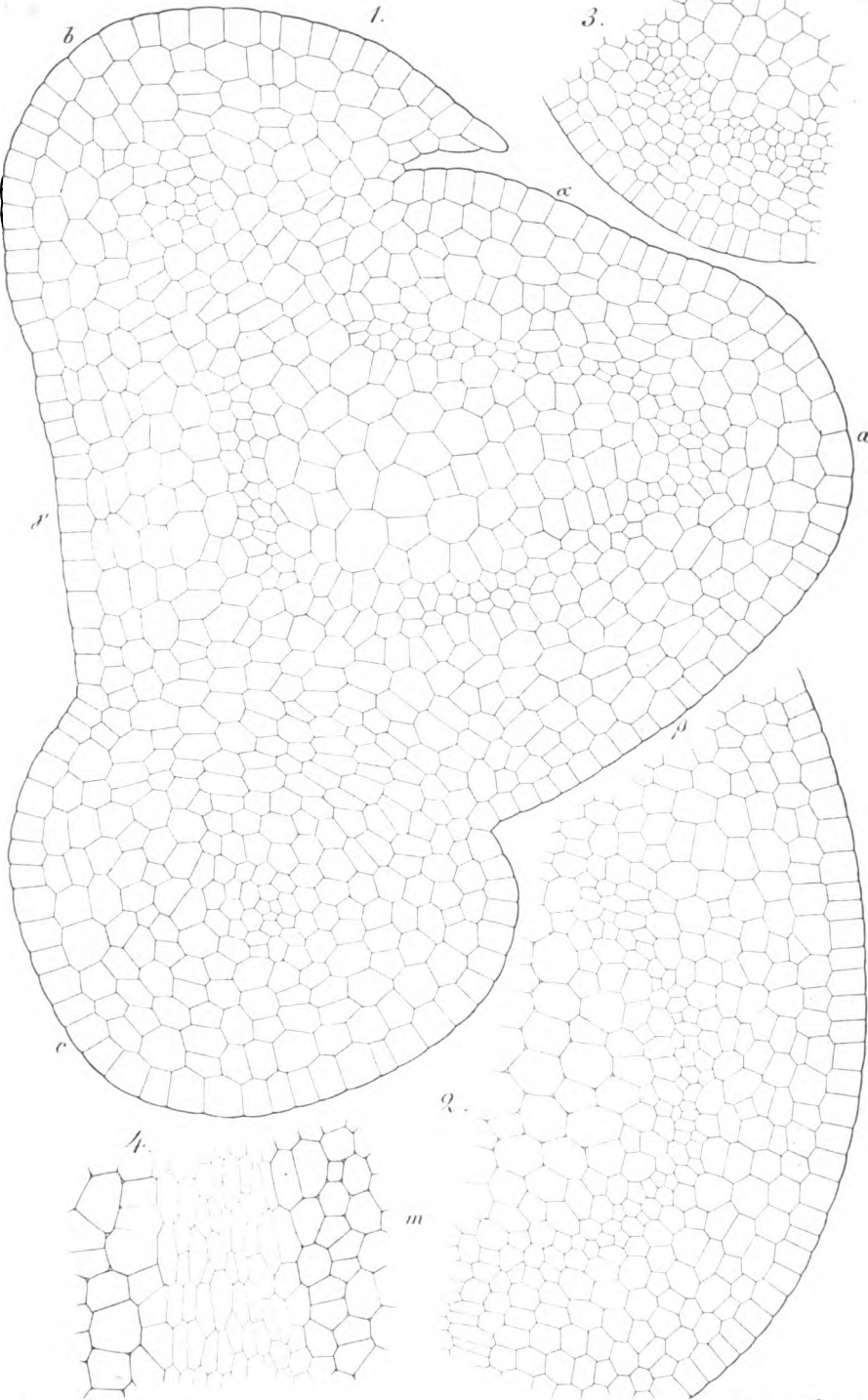
H. Voelkerling ad nat. del.

Luth. von Lauer.







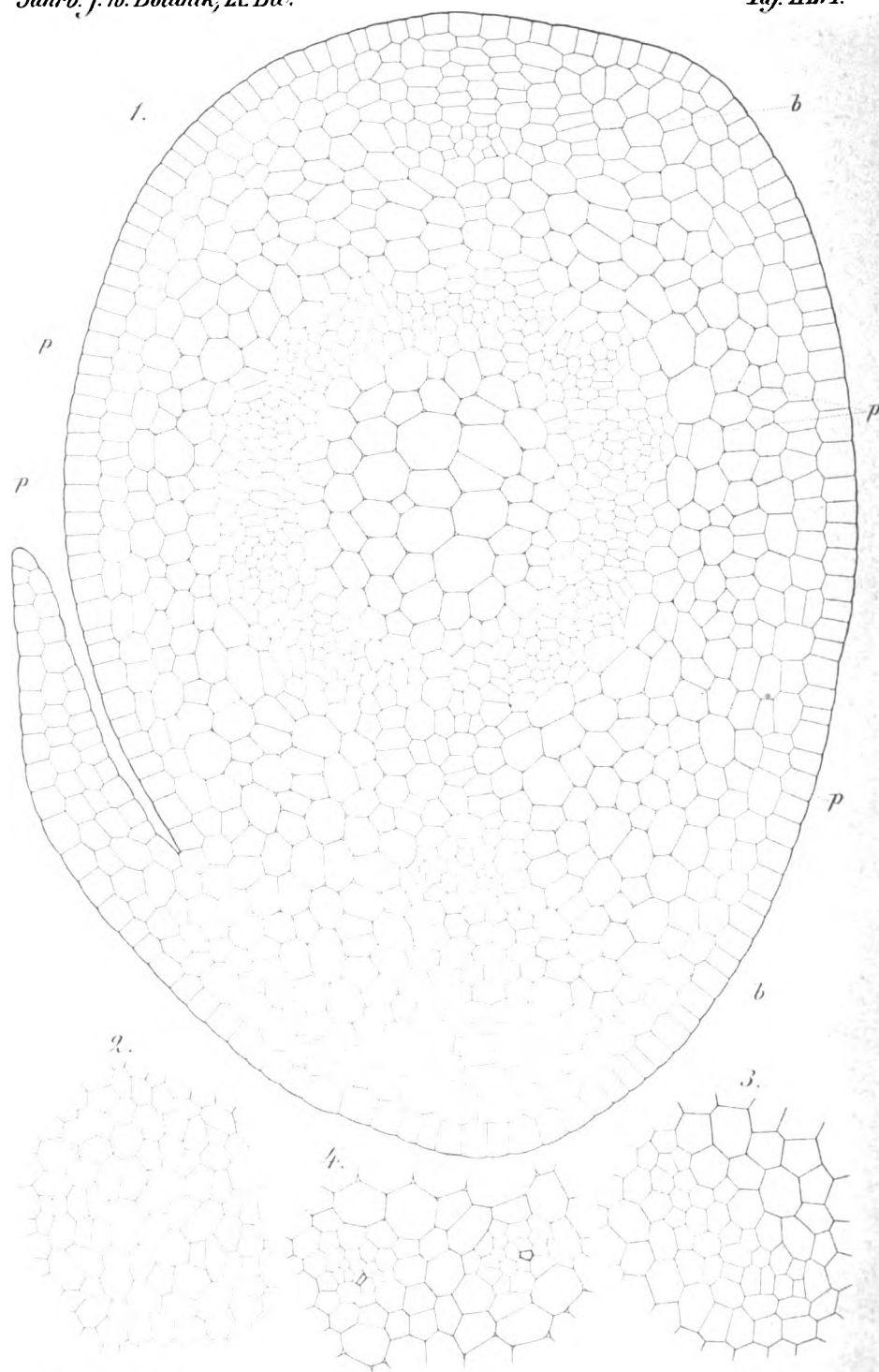


H. Vöchting ad nat. del.

Lith. von Laue.



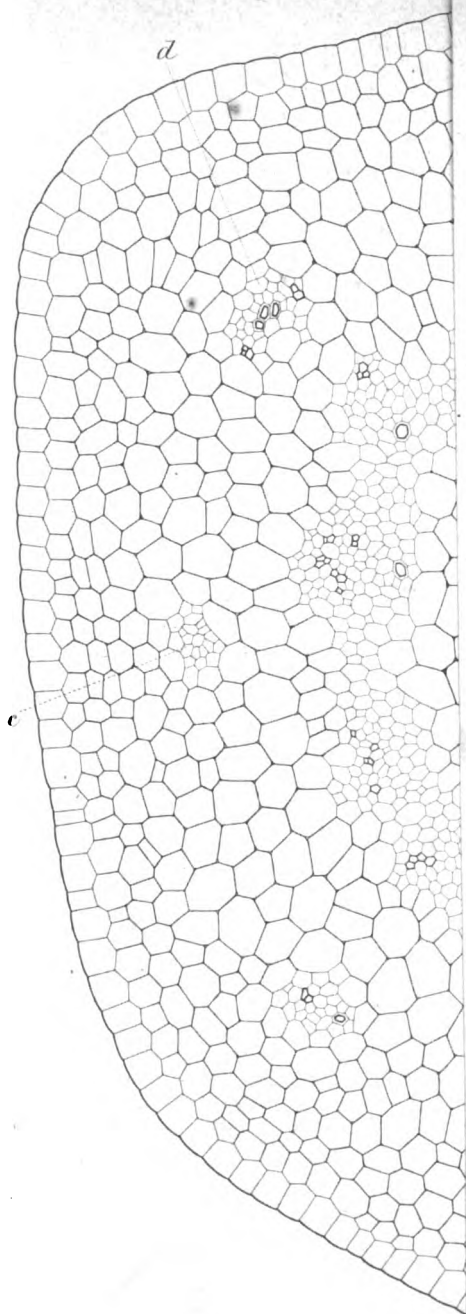




*H. Vöchting ad nat. del.*

*Lith. von Laue.*









W. Vöchtling ad nat. del.

Lith. von Lauer









